SHOUT
SHARE
IT

QL
1
B72z
NH

Z

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
AUG 27 1996
LIBRARIES

Band 46, Hefte 1—4, 1995/96 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 22,50 DM je Heft bzw. 90,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: JF. CARTHAUS, Bonn.

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Schriftleitung
Rainer Hutterer

Band 46, Hefte 1—4, 1995/96 ISSN 0006-7172

Redaktionelle Mitarbeit: H. von Issendorff

Vom Band 46, 1995/96, erschienen

Hefte 1—4 (p. 1—400) **30. Juni 1996**

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 160, 53113 Bonn, Germany
Druck: JF.CARTHAUS, Bonn
ISSN 0006—7172

Biology and Systematics of Palaearctic Mammals: Contributions in Honour of Jochen Niethammer

Biologie und Systematik paläarktischer Säugetiere: Beiträge zu Ehren von Jochen Niethammer

Edited by/*Herausgegeben von* R. Hutterer

Contents/*Inhalt*

Hutterer, R.: Jochen Niethammer, Biographie und Bibliographie. — *Jochen Niethammer, biography and bibliography* ... 5

Hoffmann, R. S.: A specimen information system for mammals with Palaearctic examples. — *Ein Datenverarbeitungssystem für Säugetiere mit Beispielen aus der Paläarktis* ... 15

Koenigswald, W. v.: Die Zahl der Schmelzschichten in den Inzisiven der Lagomorpha und ihre systematische Bedeutung. — *The number of enamel layers in the incisors of Lagomorpha and their systematic significance* ... 33

Palacios, F.: Systematics of the indigenous hares of Italy traditionally identified as *Lepus europaeus* Pallas, 1778 (Mammalia: Leporidae). — *Zur Systematik der einheimischen Hasen Italiens, die bisher als* Lepus europaeus *Pallas, 1778 (Mammalia: Leporidae) klassifiziert werden* ... 59

Kryštufek, B.: Phenetic variation in the European souslik, *Spermophilus citellus* (Mammalia: Rodentia). — *Phänetische Variation des Europäischen Ziesels,* Spermophilus citellus (*Mammalia: Rodentia*) ... 93

Holden, M. E.: Description of a new species of *Dryomys* (Rodentia, Myoxidae) from Balochistan, Pakistan, including morphological comparisons with *Dryomys laniger* Felten & Storch, 1968, and *D. nitedula* (Pallas, 1778). - *Beschreibung einer neuen Art von* Dryomys *(Rodentia: Myoxidae) aus Balutschistan, Pakistan, und morphologische Vergleiche mit* Dryomys laniger *Felten & Storch, 1968, und* D. nitedula *(Pallas, 1778)* ... 111

Baskevich, M. I.: On morphologically similar species of the genus *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea). — *Über morphologisch ähnliche Arten der Gattung* Sicista *(Rodentia, Dipodoidea)* ... 133

Borkenhagen, P.: Zweiter Nachweis einer Birkenmaus (*Sicista betulina*) in Schleswig-Holstein. — *Second record of birch mouse* (Sicista betulina) *in Schleswig-Holstein* ... 141

Musser, G. G., E. M. Brothers, M. D. Carleton & R. Hutterer: Records of Oriental and European *Apodemus,* with notes on taxonomy and geographical distribution, and a review of the *Apodemus-Sylvaemus* problem. — *Nachweise orientalischer und europäischer* Apodemus *mit Anmerkungen zur Taxonomie und Verbreitung, und eine Zusammenfassung des* Apodemus-Sylvaemus *Problems* .. 143

Orlov, V. N., N. S. Bulatova, R. S. Nadjafova & A. I. Kozlovsky: Evolutionary classification of European wood mice of the subgenus *Sylvaemus* based on allozyme and chromosome data. — *Evolutionäre Klassifikation europäischer Waldmäuse der Untergattung* Sylvaemus *auf der Basis von Allozym- und Chromosomendaten* ... 191

Hille, A. & H. Meinig: The subspecific status of European populations of the striped field mouse (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) based on morphological and biochemical characters. — *Der subspezifische Status europäischer Populationen der Brandmaus* (Apodemus agrarius *Pallas, 1771) aufgrund morphologischer und biochemischer Merkmale* ... 203

Pelz, H.-J., H. Gemmeke, R. Hutterer & U. Jüdes: Die Jugendentwicklung der Brandmaus, *Apodemus agrarius* (Mammalia: Muridae), im Vergleich zu anderen Arten der Gattung. — *Growth and development of the striped field mouse,* Apodemus agrarius *(Mammalia: Muridae), compared to other species of the genus* .. 233

Spitzenberger, F. & H. Englisch: Die Alpenwaldmaus (*Apodemus alpicola* Heinrich, 1952) in Österreich. — *The Alpine wood mouse* (Apodemus alpicola *Heinrich, 1952) in Austria*........ 249

Boye, P.: Zur Anpassung der Schneemaus (*Chionomys nivalis*) an spaltenreiche Felshabitate. — *Adaptation of the snow vole* (Chionomys nivalis) *to rock fissure habitats* 261

Kleist, D.: Stellung der oberen Incisivi und Proodontie bei terrestrischen und aquatischen Schermäusen, *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758). — *Inclination of the upper incisors and proodonty in terrestrial and aquatic water voles,* Arvicola terrestris *(Linnaeus, 1758)* 275

Pieper, H.: Johannes Gistel und die Erforschung der Mäuse in Bayern. — *Johannes Gistel and the study of mice in Bavaria* 283

Langenbeck, A.: Darmparameter und Darmzottenkonstruktion bei Weißzahnspitzmäusen (Mammalia: Soricidae, Crocidurinae) unterschiedlicher Körpergröße. — *Parameters of the intestine and villous morphology in white-toothed shrews (Mammalia: Soricidae, Crocidurinae) of different body size* 287

Bühler, P.: Zum taxonomischen Status der Großkopf- Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens niethammeri* Bühler, 1963) aus Spanien nebst Festlegung und Beschreibung eines Neotypus. — *Taxonomic status of the large-headed water shrew* (Neomys fodiens niethammeri *Bühler, 1963) from Spain and selection of a neotype* 307

Köhler, D.: Umwegversuche mit tauchenden Wasserspitzmäusen (*Neomys fodiens*). — *Detour experiments with diving water shrews* (Neomys fodiens) 315

López-Fuster, M.J. & J. Ventura: A morphometrical review of the *Sorex araneus-arcticus* species group from the Iberian Peninsula (Insectivora, Soricidae). — *Morphometrische Studie der Artengruppe* Sorex araneus-arcticus *von der Iberischen Halbinsel (Insectivora, Soricidae)* 327

Vogel, P. & T. Sofianidou: The crocidurine shrews of the Mediterranean island of Lesbos. — *Die Crociduren der mediterranen Insel Lesbos* 339

Fuszara, E., M. Kowalski, G. Lesinski & J. P. Cygan: Hibernation of bats in underground shelters of central and northeastern Poland. — *Überwinterung von Fledermäusen in unterirdischen Quartieren in Zentral- und Nordostpolen* 349

Reichstein, H.: Über Kleinsäuger aus Burg Bodenteich in Bodenteich, Kr. Uelzen/Niedersachsen (9.—18. Jahrhundert). — *On small mammals from the castle Bodenteich in Bodenteich, Lower Saxony (9th to 18th century)* 359

Melisch, R. & G. Rietschel: The Eurasian otter *Lutra lutra* in Afghanistan. — *Der Fischotter* Lutra lutra *in Afghanistan* 367

Van Bree, J. H.: Extralimital records of the ringed seal, *Phoca hispida* Schreber, 1775, on the West-European continental coast. — *Außergewöhnliche Nachweise der Ringelrobbe,* Phoca hispida *Schreber, 1775, an der westeuropäischen Küste* 377

Goethe, F.: Ein Weißwal, *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776), im Jadebusen. — *On a beluga,* Delphinapterus leucas *(Pallas, 1776), in the Jade bay* 385

Smeenk, C., M. J. Addink, A. B. van den Berg, C. A. W. Bosman & G. C. Cadée: Sightings of *Delphinus* cf. *tropicalis* Van Bree, 1971 in the Red Sea. — *Sichtnachweise von* Delphinus *cf.* tropicalis *Van Bree, 1971 im Roten Meer* 389

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 5—14	Bonn, Juni 1996

Jochen Niethammer, Biographie und Bibliographie

Rainer Hutterer

Abstract. During his active time as a mammalogist from 1953 to 1991, Jochen Niethammer became one of the leading German mammalogists in the field of small mammal biology and taxonomy. Among his many contributions, the multi-volume handbook of the mammals of Europe may be known best internationally. His research interests were centered in Europe but reached as far as Afghanistan and Nepal. A short outline of his scientific biography is given as well as a full bibliography.

Jochen Niethammer wurde am 18. Mai 1935 in Berlin geboren als einer von vier Söhnen des Zoologen Dr. Günther Niethammer und seiner Ehefrau Ruth, geb. Filtzer. Der Vater arbeitete in Berlin als Ornithologe ohne Anstellung am Zoologischen Museum der Humboldt-Universität, wechselte aber 1937 nach Bonn an das Zoologische Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig und 1940, zwei Jahre nach dem Einmarsch deutscher Truppen in Österreich, nach Wien an das Naturhistorische Museum. Häufige Ortswechsel der Familie und die Folgen des Zweiten Weltkrieges bestimmten seine ersten 10 Lebensjahre. Die Grundschule besuchte er ab 1941 in Wien, dann in Kriebetal bei Waldheim in Sachsen, und zuletzt in Wehrshausen bei Marburg/Lahn. Nach dem Besuch der Gymnasien in Marburg und Bonn (1946—55) schloß er seine Schulausbildung mit dem Abitur ab. Sein Vater konnte 1949 wieder eine Kustodenstelle in der Ornithologischen Abteilung des Museums Alexander Koenig in Bonn antreten, und die Familie hatte nun das Privileg, in den Räumen des Museums zu wohnen und zu arbeiten. Im selben Haus wurde 1949 die Verfassung der zukünftigen Bundesrepublik Deutschland beraten und der erste Bundeskanzler, Konrad Adenauer, bezog dort seine Amtsräume. Das Ambiente eines zoologischen Forschungsinstitutes im politischen Zentrum Deutschlands hatte zweifellos einen prägenden Einfluß auf den Schüler. Dem Vierzehnjährigen stand nicht nur der Park des Museum für Naturbeobachtungen und zum Fallenstellen zur Verfügung, sondern auch die umliegenden Gärten und Trümmergrundstücke am Rhein, die damals noch nicht mit Stacheldraht und von Polizeibeamten abgeriegelt waren. Damals kam es ohne weiteres vor, daß der Bundespräsident Theodor Heuss zu Fuß und ohne Bewachung durch die Straßen der jungen Bundeshauptstadt ging.

Schon als Schüler erlernte Jochen Niethammer das Fallenstellen und Präparieren von kleinen Säugetieren unter der Anleitung seines Vaters. Bald hatte er eine stattliche Balgsammlung beisammen und war so versiert, daß er 1953 in seiner ersten Publikation den Erstfund der Sumpfspitzmaus im Rheinland bekanntgeben konnte. Für das Studium an der Universität Bonn entschied er sich allerdings für das Fach Chemie, worin er wohl dem Wunsch der Familie nach einer gesicherten Existenz folgte. Nach dem erfolgreich absolvierten Vordiplom wechselte er dann aber doch zur Biologie über, was seinem eigentlichen Wunsch und Talent entsprach. Ein wohlmeinender Freund bestärkte ihn in seinem Entschluß. 1964 promovierte er bei Prof. Dr. E. Lubnow im Fach Zoologie über "Die Pigmentierung und das Farbmuster junger Haubentaucher". Im selben Jahr trat er eine Stelle als wissenschaftlicher Assistent am Zoologischen Institut der Universität Bonn an. Nur wenige Monate später wurde er von der Bonner Universität für zweieinhalb Jahre beurlaubt, um das Fach Zoologie im Rahmen einer Universitätspartnerschaft an der Universität Kabul, Afghanistan, zu vertreten. Im Oktober 1966 kehrte er nach Bonn zurück, wo er sich drei Jahre später für das Lehrgebiet Zoologie habilitierte. 1969 wurde er Oberassistent, 1970 Dozent und 1971 außerplanmäßiger Professor. Von 1973 bis 1991 lehrte er vergleichende Anatomie der Wirbeltiere und Systematik der Tiere als wissenschaftlicher Rat und C3-Professor am Zoologischen Institut der Universität Bonn.

Exkursionen und Forschungsreisen führten ihn in viele Länder der Paläarktis und Afrikas. Allein, oft aber zusammen mit seinen Eltern oder Freunden bereiste er Österreich, Frankreich, Spanien, Italien, Griechenland, die Insel Korfu, Zypern, später auch Jugoslawien, Skandinavien, Marokko, Ägypten, Sudan, Kenia und Bangladesch. Eine für damalige Verhältnisse recht abenteuerliche Reise unternahm der Zweiundzwanzigjährige 1957, als er allein mit einem Moped von Bonn nach Tunesien fuhr, um Kleinsäuger zu fangen. Trotz eines Rahmenbruchs und mehrerer zerschlissener Reifen kam er heil und mit einer interessanten Ausbeute im Gepäck zurück. Den längsten Auslandsaufenthalt verbrachte er 1964—66 in Afghanistan. Die Erfahrungen an der Universität Kabul, wo er neben den Lehrverpflichtungen auch für den kleinen Institutszoo verantwortlich war, kamen ihm sicher später als Professor in Bonn zugute. Er nutzte die Zeit aber auch, um das Land intensiv zu bereisen und seine Säugetiere zu studieren. Viele spätere Veröffentlichungen gehen auf diese erlebnisreichen Jahre in Afghanistan und die dabei angelegte umfangreiche Sammlung von Säugetieren zurück.

Seine säugetierkundlichen Interessen waren breit gefächert und eingebettet in die nach dem 2. Weltkrieg langsam wiedererwachende europäische Forschungslandschaft, deren Kristallisationspunkt jahrelang die Versammlungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde war. Von älteren Kolleginnen wie Erna Mohr und Kollegen wie Kurt Bauer, Kurt Becker, Fritz Frank, Wolf Herre, Josef Kratochvíl, Jaroslav Pelikán, Dietrich Starck, Georg H. W. Stein, Otto Wettstein, Klaus Zimmermann und vielen anderen erhielt er fördernden Zuspruch und manchmal auch harsche Kritik. Seine erste Arbeit beschäftigte sich mit kleinsäugerfaunistischen Fragen im Rheinland, und dieses Arbeitsfeld beschäftigte ihn später immer wieder, nun ausgedehnt auf ganz Deutschland und andere europäische Länder. Schon früh setzte er die Analyse von Eulengewöllen als Hilfsmittel für die Faunistik ein und brachte es darin zur Meisterschaft. Eine wichtige Arbeit von 1980 über Arealveränderungen bei Spitzmausarten in Deutschland beruhte wesentlich auf der Analyse einer Vielzahl von Gewöllaufsammlungen. Mit dieser Technik und mit der Hilfe eines wachsenden Kreises von Materiallieferanten konnte er auch mehrfach neue Daten über exotische Faunen beitragen. 1959 analysierte er zusammen mit Kurt Bauer eine Gewöllaufsammlung aus der Namib-Wüste, die von Günther Niethammer mitgebracht worden war. Auf der Basis gut erhaltener Gewöllschädel beschrieben beide zwei neue Taxa, die heute als *Gerbillurus tytonis* Bauer & Niethammer, 1960 und *Eremitalpa granti namibensis* Bauer & Niethammer, 1960 Bestand haben. 1968 und 1975 folgten ausführliche Gewöllanalysen aus Namibia. In einer von Mitgliedern der Deutschen Galapagos-Expedition gesammelten Probe fand Jochen Niethammer einige Knochenfragmente eines großen Nagetiers, das er nach dem Ornithologen und Teilnehmer der Expedition, Eberhard Curio, benannte und das heute unter dem Namen *Megaoryzomys curioi* (Niethammer, 1964) als ein wesentliches Element der ausgestorbenen Wirbeltierfauna der Galapagos-Inseln angesehen wird.

Nagetiere und Spitzmäuse fanden sein besonderes Interesse. Über Arten dieser Tiergruppen schrieb er zahlreiche Aufsätze, insbesondere zur Anatomie, Biologie, Verbreitung und Systematik. Sie waren auch häufig Thema von ihm vergebener Diplom- und Doktorarbeiten. Viele seiner Studenten (u.a. Peter Boye, Horst Engels, Hubert Gemmeke, Kabir Nauroz, Hans-Joachim Pelz, Norbert Stempel, Heinz Winking) und Studentinnen (u.a. Christel Dötsch, Adelheid Geraets, Yuvaluk Khoprasert, Margot Radtke, Dagmar Zender) fanden hier ein interessantes Arbeitsfeld. Bei Nagetieren interessierte Jochen Niethammer auch der angewandte Aspekt, der ihn in Kontakt mit der Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit brachte und in deren Auftrag er mehrere Gutachten über Schadnager in Ägypten, Bangladesch und Sudan anfertigte.

Die Säugetiere Afghanistans beschäftigten ihn seit 1964. In lockerer Folge veröffentlichte er 13 Aufsätze, die 1983 in einem Resumé „Die Säugetiere Afghanistans“ einen vorläufigen Abschluß fanden. Schwierige und oft ungelöste taxonomische Probleme bei der Bearbeitung des afghanischen Materials machten es notwendig, auch Säugetiere aus benachbarten Regionen heranzuziehen. Es traf sich daher glücklich, daß Jochen Martens, Ornithologie und Professor für Zoologie an der Universität Mainz, auf zahlreichen Reisen nach Nepal auch Kleinsäuger gesammelt hatte, für die er einen Bearbeiter suchte. Aus dieser Zusammenarbeit entstanden einige gemeinsame Veröffentlichungen, in denen Waldmäuse und Wühlmäuse aus Afghanistan und Nepal behandelt wurden.

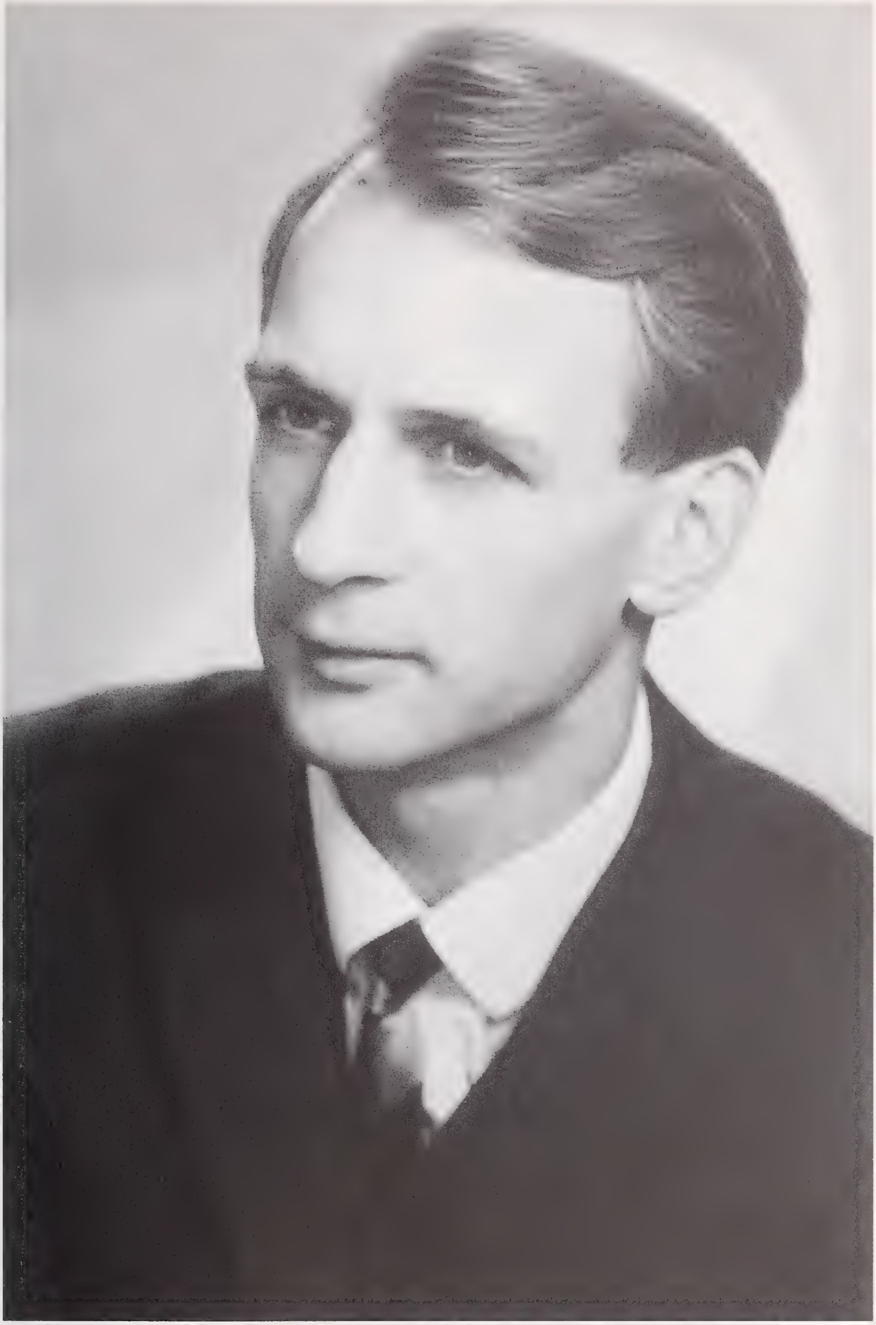


Abb. 1: Jochen Niethammer in den Sechziger Jahren in Bonn. — Jochen Niethammer in the Sixties in Bonn.

Seine Erfahrungen legte Jochen Niethammer in mehreren Büchern und Buchbeiträgen nieder. Bereits 1963 hatte er zusammen mit G. Niethammer und J. Szijj ein vielbeachtetes Buch über „Die Einbürgerung von Säugetieren und Vögeln in Europa" geschrieben. Aus seinen Vorlesungen an der Bonner Universität entstand 1979 das Lehrbuch "Säugetiere: Biologie und Ökologie". Sein aufwendigstens Projekt begann allerdings, als er sich bereit erklärte, gemeinsam mit Franz Krapp die Herausgabe eines mehrbändigen „Handbuch der Säugetiere Europas" zu übernehmen. So ein Vorhaben war schon vor dem 2. Weltkrieg von Mitarbeitern der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde begonnen worden, ließ sich dann aber nicht realisieren. 1978 konnte endlich der erste Band unter Mitarbeit zahlreicher europäischer Fachleute vorgelegt werden, und inzwischen sind 9 Teilbände erschienen. Das „Handbuch" genießt internationale Anerkennung und ist eine unersetzliche Informationsquelle für alle europäischen Säugetierkundler.

Fachliche Anerkennung und persönliche Wertschätzung führten auch dazu, daß mehrere Tierformen nach Jochen Niethammer benannt worden. An Säugetieren sind dies *Neomys fodiens niethammeri* Bühler, 1963 aus Nord-Spanien (Bonn. zool. Beitr. 14: 165), *Microtus* (*Terricola*) *multiplex niethammeri* Brunet-Lecomte & Volobouev, 1994 aus den französischen Westalpen (Z. Säugetierkunde 59: 123), und der in diesem Band beschriebene *Dryomys* n. sp. Holden, 1996 aus Pakistan (Bonn. zool. Beitr. 46: 111).

Jochen Niethammer war in zahlreichen wissenschaftlichen Gesellschaften aktiv. Am intensivsten engagierte er sich wohl in der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde, der er 1958 als Student beitrat und in deren Vorstand er später jahrelang als Schriftführer diente. Im Herausgeberstab der „Zeitschrift für Säugetierkunde" war er lange Zeit einer der aktivsten Gutachter. Bei der American Society of Mammalogists war er lebenslanges Mitglied, nahm aber nicht an den Versammlungen teil. Die Tagungen der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft, der er 1963 beitrat, besuchte er regelmäßig und verfolgte mit Interesse die neuesten Entwicklungen in der Ornithologie. Auch in anderen Bereichen war sein Sachverstand gefragt. So war er Mitglied im „German Editorial Board" des „Journal of the Egyptian German Society of Zoology" und engagierte sich im Naturschutz.

Seit 1964 war er Mitglied des Lehrkörpers der Universität Bonn und dort aktiv nicht nur in der Lehre, sondern auch in zahlreichen Gremien sowie in der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. In dieser Zeit betreute er ungefähr 21 Dissertationen, 40 Diplom- und ungezählte Examensarbeiten. Über Kooperationsverträge betreute er auch Studenten aus Afghanistan, Ägypten und Sudan. Bei seinen Studenten und Studentinnen war er so beliebt, daß sie auch private Exkursionen außerhalb des Lehrplanes mit ihm machten. Dabei spielte sicher auch eine Rolle, daß seine fachlichen Kenntnisse und Interessen weit über die Wirbeltierkunde hinausgingen. Auch in der Entomologie, Botanik oder Geographie kannte er sich hervorragend aus.

Ein Charakterzug verdient besondere Erwähnung: seine Offenheit für alle Fragen und Probleme. Sein Büro kannte keine Sprechzeiten, für alle, die mit einem fachlichen oder persönlichen Anliegen kamen, nahm er sich Zeit. Erfreut unterstützte er jede neue Erkenntnis oder Entwicklung, und nicht nur Studenten und Studentinnen werden aus seinem spontanen Ausruf „Is' ja priima!" neue Kraft geschöpft haben.

Während einer Exkursion der Universität Bonn in die französischen Pyrenäen im Juli 1991 prallte der mit Studenten, Studentinnen und ihrem Professor besetzte Exkursionsbus in Paris auf einen parkenden Lastwagen. Jochen Niethammer, der auf dem Beifahrersitz saß, trug schwere Schädelverletzungen davon, die er nach wochenlangem schwerem Krankenhausaufenthalt überlebt. An seinen Arbeitsplatz kann er indes nicht wieder zurückkehren. Eine fast dreißigjährige Forscherkarriere wird damit abrupt beendet. Sein Schicksal hinterläßt fassungslose Familienangehörige, Freunde, Kollegen und Studenten.

Die vorliegende Festschrift anläßlich seines 60. Geburtstages spiegelt die Wertschätzung wider, die Jochen Niethammer entgegengebracht wird. Forscherinnen und Forscher aus 12 Ländern präsentieren darin ihre neuesten Untersuchungsergebnisse über die Biologie und Systematik von Säugetieren der paläarktischen Region im weiteren Sinne. Die Beiträge zeigen eine Vielfalt von Arbeitsansätzen und machen darüberhinaus deutlich, daß es noch viele ungelöste Fragen in der Säugetierkunde gibt.

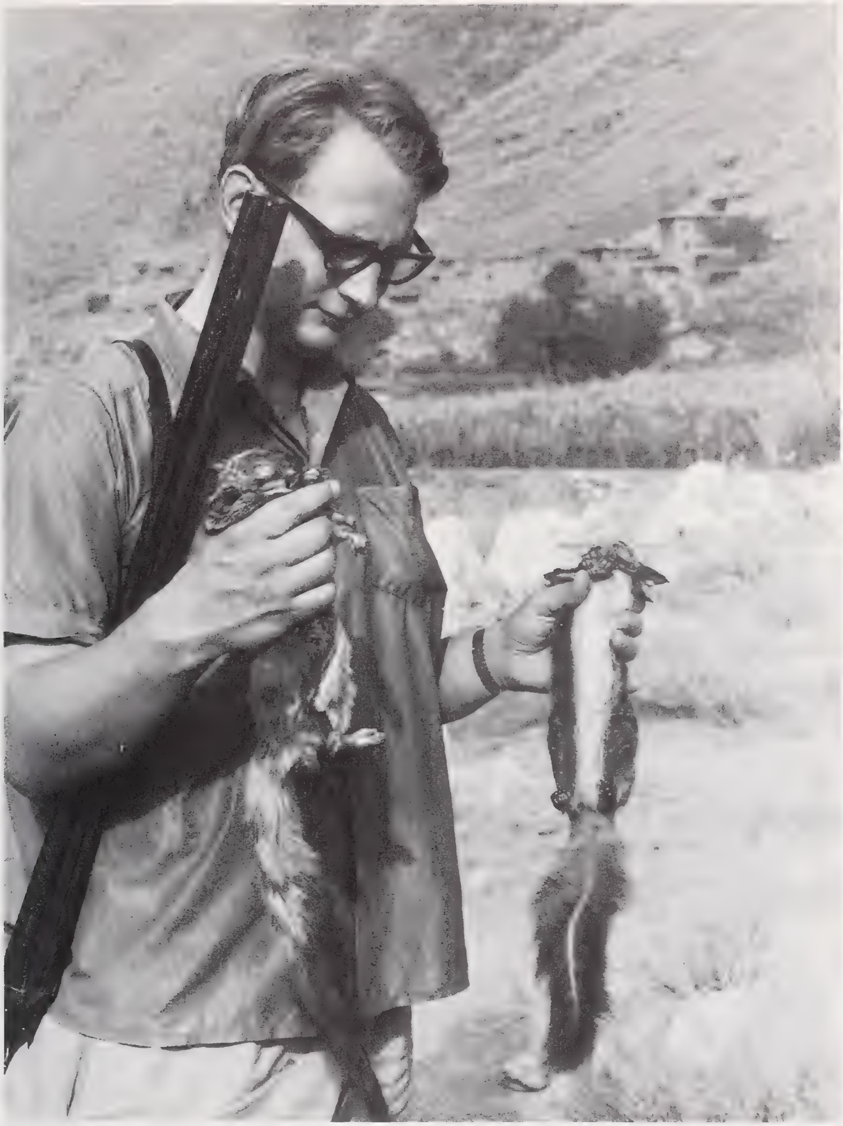


Abb. 2: Mit zwei gefangenen Flughörnchen in Nuristan, Afghanistan, um 1965. — With two flying squirrels captured in Nuristan, Afghanistan, in 1965.

Danksagung

Bei der Vorbereitung des Bandes haben zahlreiche Personen uneigennützig geholfen, sei es durch Begutachtung von Manuskripten, durch Informationen oder durch ideelle Unterstützung dieses Vorhabens. Dafür danke ich Kurt Bauer, Wien, Peter Boye, Bonn, Axel Hille, Bonn, Mary Ellen Holden, New York, Helmut Kramer, Bonn, Franz Krapp, Bonn, Boris Kryštufek, Ljubljana, Sue MacLaren, Pittsburgh, Clas M. Naumann, Bonn, Gerd Nietham-

mer, Oldenburg, Hans-Joachim Pelz, Münster, Gustav Peters, Bonn, Hubert Roer, Bonn, Norbert Sachser, Münster, Christoph Schramm, Bad Münstereifel, Rüdiger Schröpfer, Osnabrück, Gerhard Storch, Frankfurt, und John H. Wahlert, New York. Frau Hella von Issendorff, Wachtberg, übernahm in bewährter Weise einen Teil der redaktionellen Arbeiten. Dank gebührt auch den Autoren und Autorinnen dieses Bandes, die begeistert interessante Beiträge eingereicht hatten und dann zum Teil erhebliche Geduld aufbringen mußten, bevor das gedruckte Ergebnis vorlag.

Der Druck des Bandes wurde finanziell unterstützt durch die Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde e. V., Berlin, durch das Department of Mammalogy, American Museum of Natural History, New York, die Fa. C. Gerhardt GmbH & Co KG, Bonn, und den Naturschutzbund Deutschland e.V., Ortsgruppe Wesseling. Allen Spendern und Mitarbeitern sei herzlich gedankt.

Publikationen von Jochen Niethammer

1953. Die Rundschwänzige Wasserspitzmaus *Neomys anomalus milleri* Mottaz in der Eifel. — Natur und Heimat 13: 36—39.

1956. Insektenfresser und Nager Spaniens. — Bonn. zool. Beitr. 7: 249—395.

1956. Das Gewicht der Waldspitzmaus, *Sorex araneus* Linné, 1758, im Jahreslauf. — Säugetierk. Mitt. 4: 160—165.

1956. Analyse von Eulengewöllen aus der Bonner Umgebung. — Decheniana 109: 128—129.

1957. Erinnerung an mein erstes Naturforscherglück. — Pp. 24—26 in: 25 Jahre Schullandheim Aremberg. Ernst-Moritz-Arndt-Gymnasium, Bonn.

1958. Kurzflügelige Weibchen bei *Tipula* (*Lunatipula*) *modesta* Macqu. (Diptera). — Zool. Anz. 161: 55—56.

1959. Eine neue Farbmutante der Waldmaus, *Apodemus sylvaticus*. — Säugetierk. Mitt. 7: 174—175.

1959. Die nordafrikanischen Unterarten des Gartenschläfers (*Eliomys quercinus*). — Z. Säugetierk. 24: 35—45.

1960. Über eine kleine Säugetierausbeute aus Südwest-Afrika. — Bonn. zool. Beitr. 10: 236—261. (K. Bauer & J. Niethammer)

1960. Über die Säugetiere der Niederen Tauern. — Mitt. zool. Mus. Berlin 36: 407—443.

1960. Über neue Gewöllinhalte rheinischer Schleiereulen (*Tyto alba*). — Decheniana 113: 99—111.

1961. Verzeichnis der Säugetiere des mittleren Westdeutschlands. — Decheniana 114: 75—98.

1962. Die Säugetiere von Korfu. — Bonn. zool. Beitr. 13: 1—49.

1963. Zur systematischen Stellung des südafrikanischen *Gerbillus paeba* Smith, 1834 (Rodentia: Gerbillinae) auf Grund seines Alveolenmusters. — Säugetierk. Mitt. 11: 49—58. (W. Herold & J. Niethammer)

1963. Notizen über den Maulwurf (*Talpa europaea*). — Säugetierk. Mitt. 11: 79—80.

1963. Nagetiere und Hasen aus der zentralen Sahara (Hoggar). — Z. Säugetierk. 28: 350—369.

1963. Die Einbürgerung von Säugetieren und Vögeln in Europa. — Parey Hamburg und Berlin. (J. Niethammer, G. Niethammer & J. Szijj)

1964. Die Pigmentierung und das Farbmuster junger Haubentaucher (*Podiceps cristatus*). — J. Orn. 105: 389—426. (Dissertation)

1964. Ein Beitrag zur Kenntnis der Kleinsäuger Nordspaniens. — Z. Säugetierk. 29: 193—220.

1964. Contribution à la connaissance des mammifères terrestres de l'île Indefatigable (= Santa Cruz), Galapagos. — Mammalia 28: 593—606.

1964. Der Zwergmaulwurf (*Talpa mizura*), ein neues Relikt aus Spanien. — Naturwiss. 51: 148—149. (G. Niethammer & J. Niethammer)

1964. Ein Beitrag zur Kenntnis der Cabreramaus (*Microtus cabrerae* Thomas, 1906). — Bonn. zool. Beitr. 15: 127—148. (J. Niethammer, G. Niethammer & M. Abs)

1965. Zur Wirkung des Farbinhibitors beim Weißen Leghorn (*Gallus domesticus* L.). — Zool. Jb. Physiol. 71: 257—260.

1965. Zur Ernährungsweise der Eulen auf Galapagos. Ergebnisse der Deutschen Galapagos-Expedition 1962/63.IX. — J.Orn. 106: 49—57. (M. Abs, E. Curio, P. Kramer & J. Niethammer)

1965. Die Säugetiere Afghanistans (Teil II): Insectivora, Lagomorpha, Rodentia. — Science (Kabul): 18—43.

1965. Spring-time ornithological observations near Rovinj, Istria. — Larus 19: 133—137. (H. Kramer, B. Liekefedt, J. Niethammer & G. von Papen)

1966. Der Zug von Kranichen (Gruidae) bei Kabul, Afghanistan. — Vogelwarte 23: 308—309.

1966. Zur Ernährung des Sumpfluchses (*Felis chaus* Güldenstaedt, 1776) in Afghanistan. — Z. Säugetierk. 31: 393—394.

1967. Pelztierfelle im Basar von Kabul/Afghanistan. — Pelzgewerbe 18: 7—9.

1967. Zwei Jahre Vogelbeobachtungen an stehenden Gewässern bei Kabul in Afghanistan. — J. Orn. 108: 119—164.

1967. Die Flughörnchen (Petauristinae) Afghanistans. — Bonn. zool. Beitr. 18: 2—14.

1967. Zur Variabilität der Kehlzeichnung beim Steinmarder, *Martes foina* (Erxleben, 1777). — Z. Säugetierk. 32: 185—187. (J. Niethammer & G. Niethammer)

1967. Störche in Afghanistan. — Vogelwarte 24: 42—44.

1967. Neunachweise für Afghanistans Vogelwelt. — J. Orn. 108: 76—80. (G. Niethammer & J. Niethammer)

1967. Ornithologische Frühjahrsbeobachtungen bei Rovinj, Istrien. — Larus 19: 149—155. (H. Kramer, B. Liekefedt, J. Niethammer & G. von Papen)

1967. Hochgebirgs-Vogelzug in Afghanistan. — Zool. Beitr. (N.F.) 13: 501—507. (G. Niethammer & J. Niethammer)

1968. Gewölluntersuchungen aus Südwestafrika. — J. Wiss. Ges. Windhoek, S.W.A. 22: 5—40.

1968. Ein Pfeifhase, *Ochotona rufescens* (Gray, 1842), ohne Stiftzähne. — Säugetierk. Mitt. 16: 160—162.

1969. Eine artspezifische Schwanzdrüse der männlichen Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834). — Bonn. zool. Beitr. 20: 30—37.

1969. Eine Methode zur Ermittlung der Vererbungsweise auffälliger Mutationen bei Wildtieren. — Z. Säugetierk. 34: 84—90.

1969. Zur Frage der Introgression bei den Waldmäusen *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* (Mammalia, Rodentia). — Z. zool. Syst. EvolForsch. 7: 77—127.

1969. Die Waldmaus, *Apodemus sylvaticus* (Linné, 1758) in Afghanistan. — Säugetierk. Mitt. 17: 121—128.

1969. Zur Taxonomie der Ohrenigel in Afghanistan (Gattung *Hemiechinus*). — Z. Säugetierk. 34: 257—274.

1969. Zur Taxonomie europäischer Zwergmaulwürfe (*Talpa „mizura"*). — Bonn. zool. Beitr. 20: 360—372.

1969. Die Igel Neuseelands. — Zool. Anz. 183: 151—155.

1969. Der Stachelwechsel der Igel (Erinaceidae). — Zool. Anz., Suppl.Bd., Verh. zool. Ges. 33: 530—534.

1970. Die Wühlmäuse (Microtinae) Afghanistans. — Bonn. zool. Beitr. 21: 1—24.

1970. Über Kleinsäuger aus Portugal. — Bonn. zool. Beitr. 21: 89—118.

1970. Die Flamingos am Ab-i-Istada in Afghanistan. — Natur und Museum 100: 201—210.

1970. Der Karyotyp der beiden kleinen, iberischen *Pitymys*-Arten (Mammalia, Rodentia). — Bonn. zool. Beitr. 21: 284—289. (H. Winking & J. Niethammer)

1971. Kleinsäuger von Kithira, Griechenland. — Säugetierk. Mitt. 19: 363—365.

1971. Die spanische Feldmaus (*Microtus arvalis asturianus* Miller, 1908). — Bonn. zool. Beitr. 22: 220—235. (J. Niethammer & H. Winking)

1971. Die Waldmaus (*Apodemus*) von der Insel Elba. — Senckenbergiana biol. 52: 381—392. (H. Kahmann & J. Niethammer)

1972. Die Zahl der Mammae bei *Pitymys* und bei den Microtinen. — Bonn. zool. Beitr. 23: 49—60.

1972. Versuche zur Nahrungswahl von Wald- und Gelbhalsmaus (*Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis*). — Z. Säugetierk. 37: 57—65. (H. Pfeiffer & J. Niethammer)

1972. Der Igel von Teneriffa. — Zool. Beitr. (N. F.) 18: 307—309.

1972. Die Waldmäuse (*Apodemus*) Nepals. — Z. Säugetierk. 37: 144—154. (J. Martens & J. Niethammer)

1972. Zur Taxonomie und Biologie der Kurzohrmaus. — Bonn. zool. Beitr. 23: 290—309.

1973. Das Mauswiesel (*Mustela nivalis*) in Afghanistan. — Bonn. zool. Beitr. 24: 1—6.

1973. Zur Säugetierfauna des afghanischen Pamir und des Wakhan. — Bonn. zool. Beitr. 24: 237—284. (C. Naumann & J. Niethammer)

1973. Zur Kenntnis der Igel (Erinaceidae) Afghanistans. — Z. Säugetierk. 38: 271—276.

1973. Wurfgrößen griechischer Wühlmäuse (Microtinae). — Bonn. zool. Beitr. 24: 361—365.

1974. Zur Verbreitung und Taxonomie griechischer Säugetiere. — Bonn. zool. Beitr. 25: 28—55.

1974. Aminosäuren- und Schwefelgehalt von Keratin im Haar verschieden gefärbter Kaninchen. — Zool. Anz., Jena 192: 202—211. (J. Niethammer & A. Sollmann)

1974. Zur Taxonomie von *Pitymys atticus*. - Sympos. Theriol. II (Brno). 1971: 275—281.

1974. Neunachweise von Säugetieren aus dem nördlichen Afghanistan. — Säugetierk. Mitt. 22: 295—298. (C. Naumann & J. Niethammer)

1974. Veröffentlichungen von Prof. G. Niethammer. — Bonn. zool. Beitr. 25: 6—16.

1975. Neue Gewölle aus Südwestafrika. — J. Wiss. Ges. Windhoek, S.W.A. 29: 133—170.

1975. Hautverknöcherungen im Schwanz von Stachelmäusen (*Acomys dimidiatus*). — Bonn. zool. Beitr. 26: 100—106.

1975. Zur Taxonomie und Ausbreitungsgeschichte der Hausratte (*Rattus rattus*). — Zool. Anz., Jena 194: 405—415.

1975. Die Gattungen *Rattus* und *Maxomys* in Afghanistan und Nepal. — Z. Säugetierk. 40: 325—355. (J. Niethammer & J. Martens)

1975. Introgression, hybrid belts und Biospezies bei Säugetieren (Mammalia). — Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF) 18/19: 145—157.

1976. Die Verbreitung der Brandmaus (*Apodemus agrarius*) in der Bundesrepublik Deutschland. — Acta Sc. Nat. Brno 10: 1—64.

1976. Zur Fortpflanzung von Kleinsäugern im südwestlichen Marokko im Vorfrühling 1975. — Säugetierk. Mitt. 24: 218—224.

1976. Die Vögel auf den Basaren von Kabul und Charikar. — Afghanistan J. 3: 150—157. (G. Nogge & J. Niethammer)

1977. Ein syntopes Vorkommen der Wasserspitzmäuse *Neomys fodiens* und *N. anomalus*. — Z. Säugetierk. 42: 1—6.

1977. Versuch der Rekonstruktion der phylogenetischen Beziehungen zwischen einigen zentralasiatischen Muriden. — Bonn. zool. Beitr. 28: 236—248.

1978. Kreuzungsversuche zwischen Labor-Hausmäusen und *Mus spretus* aus Portugal. — Z. Säugetierk. 43: 302—304. (H.-J. Pelz & J. Niethammer)

1978. Weitere Beobachtungen über syntope Wasserspitzmäuse der Arten *Neomys fodiens* und *N. anomalus*. — Z. Säugetierk. 43: 313—321.

1978. Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. 1 (Nagetiere I). — Akad. Verl. Ges. Wiesbaden (J. Niethammer & F. Krapp, Herausgeber)
a) *Sciurus carolinensis* Gmelin, 1788 — Grauhörnchen: 106—113. (H. Wiltafsky & J. Niethammer)
b) *Citellus suslicus* (Güldenstaedt, 1770) — Perlziesel: 145—151.
c) *Apodemus mystacinus* (Danford & Alston, 1877) — Felsenmaus: 306-324.
d) *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) — Gelbhalsmaus: 325—336.
e) *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) — Waldmaus: 337—358.

1979. Zur Fortpflanzung der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*) im Laboratorium. — Z. Säugetierk. 44: 25—30. (E. Ising & J. Niethammer)

1979. Arealveränderungen bei Arten der Spitzmausgattung *Crocidura* in der Bundesrepublik Deutschland. — Säugetierk. Mitt. 27: 132—144.

1979. Säugetiere: Biologie und Ökologie. — UTB 732, Ulmer, Stuttgart, 288 S.

1979. A hypothesis on a special aspect in rodent molar evolution. — II. Congr. Ther. Int. June 1978, Brno Czechoslovakia.

1980. Die Vögel im Botanischen Garten in Bonn. — Decheniana 133: 62—78.

1980. Zur gegenwärtigen Nordgrenze von *Crocidura leucodon* in Niedersachsen. — Z. Säugetierk. 45: 192.

1980. Eine Hypothese zur Evolution microtoider Molaren bei Nagetieren. — Z. Säugetierk. 45: 234—238.

1981. Die Waldmäuse *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* vom Monte Gargano (Süditalien). — Z. Säugetierk. 46: 162—168. (H. Gemmeke & J. Niethammer)

1981. Ginsterkatzen (*Genetta genetta*) im Rheinland. — Säugetierk. Mitt. 29: 20.

1981. Über *Microtus* (*Pitymys*) *savii* (de Sélys-Longchamps, 1838) vom Monte Gargano, Italien. — Säugetierk. Mitt. 29: 45—48.

1982. Zur Charakterisierung der Waldmäuse (*Apodemus*) Nepals. — Z. Säugetierk. 47: 33—38. (H. Gemmeke & J. Niethammer)

1982. Mausschläfer (*Myomimus* Ognev, 1924) in Afghanistan. — Z. Säugetierk. 47: 187—189.

1982. Beuteliste von ausgewerteten Schleiereulen-Gewöllen. — Ornithologie und Naturschutz, Nassau 3: 151. (J. Niethammer, W. Adams & J. Bosselmann)

1982. Zur Arealgeschichte europäischer Nagetiere. — Verh. Dtsch. Zool. Ges.: 145—157.

1982. Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. 2/I (Nagetiere II). — Akad. Verl.Ges. Wiesbaden. (J. Niethammer & F. Krapp, Herausgeber)
a) Familie Cricetidae Rochebrune, 1883 — Hamster: 1-6.
b) *Cricetus cricetus* — Hamster: 7—28.
c) *Mesocricetus newtoni* — Rumänischer Goldhamster: 29—38.
d) *Cricetulus migratorius* — Zerghamster: 39—50.
e) *Myopus schisticolor* — Waldlemming: 70—86. (J. Niethammer & H. Henttonen)
f) *Clethrionomys glareolus* — Rötelmaus: 109—146. (P. Viro & J. Niethammer)
g) Gattung *Microtus* Schrank, 1798 — Wühlmäuse: 253—260.
h) *Microtus arvalis* — Feldmaus: 284—318. (J. Niethammer & F. Krapp)
i) *Microtus cabrerae* — Cabreramaus: 240—248.
j) *Microtus guentheri* — Levante-Wühlmaus: 331—339.
k) *Microtus agrestis* — Erdmaus: 349—373. (F. Krapp & J. Niethammer)
l) *Microtus subterraneus* — Kurzohrmaus: 397—418.
m) *Microtus felteni*: 438—441.
n) *Microtus duodecimcostatus* — Mittelmeer-Kleinwühlmaus: 463—475.
o) *Microtus lusitanicus* — Iberien-Wühlmaus: 476—484.
p) *Microtus thomasi* — Balkan-Kurzohrmaus: 485—490.
q) *Microtus tatricus* — Tatra-Wühlmaus: 491—496.
r) Familie Hystricidae Burnett, 1830 — Altwelt-Stachelschweine: 585—587.
s) *Hystrix cristata* — Stachelschwein: 588—605.

1983. Die Säugetierfauna Afghanistans. — Mitt. Dtsch. Orient- Institut 22: 211—228.

1984. Rötelmäuse (*Clethrionomys*) in Gewöllen der Sperbereule (*Surnia ulula*). — Säugetierk. Mitt. 31: 171—177.

1984. Zur Taxonomie der Gattung *Rattus* (Rodentia, Muridae). — Z. Säugetierk. 49: 104—116. (H. Gemmeke & J. Niethammer)

1984. Die Zahl der Zitzen der Kleinen Bandikutratte, *Bandicota bengalensis* Gray et Hardwicke, 1833. — Z. Säugetierk. 49: 377—378.

1984. Rote Liste der Säugetiere (Mammalia) (Bearb. von J. Blab, J. Niethammer, E. Nowak, P. Röben & H. Roer). — In: Blab, J., E. Nowak, W. Trautmann, H. Sukopp (eds.), Naturschutz Aktuell 1: 23—24.

1985. Zur Stellung der Pestratte (*Nesokia indica*) im System der Murinae. — Säugetierk. Mitt. 32: 13—16. (M. Radtke & J. Niethammer)

1985. „Zoogeographie". — Pp. 991—1015 in: Siewing, R. (ed.), Lehrbuch der Zoologie, Band 2 Systematik, 3. Aufl., G. Fischer, Stuttgart, New York.

1986. Über griechische Nager im Museum A. Koenig in Bonn. — Ann. Naturh. Mus. Wien 88/89: 245—256.

1986. Schützt die Bilche — Gefährdung, Schutz- und Hilfsmaßnahmen für unsere Bilche. — Dtsch. Naturschutzring.

1986. Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. 2/II (Paarhufer). — AULA-Verlag Wiesbaden. (J. Niethammer & F. Krapp, Herausgeber)
a) Artiodactyla — Paarhufer, Paarzeher: 25—34.
b) *Hydropotes inermis* — Wasserreh: 90—95. (J. Niethammer & F. Krapp)
c) *Cervus nippon* — Sikahirsch: 159—172. (F. Krapp & J. Niethammer)

1987. Zur innerartlichen Proteinvariation bei der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*). — Z. Säugetierk. 52: 242—247. (H. Gemmeke, M. Radtke & J. Niethammer)

1987. Das Streifenwiesel (*Poecilictis libyca*) im Sudan und seine Gesamtverbreitung. — Bonn. zool. Beitr. 38: 173—182.

1987. Characteristics of destructive rodent species. — Pp. IA 1—22 in: Rodent Pests and their control. GTZ, Eschborn.

1987. Rodent distribution in the Middle East. — Pp. 318—329 in: Proceedings of the Symposium on the Fauna and Zoogeography of the Middle East (F. Krupp, W. Schneider & R. Kinzelbach, eds.). Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A (Naturwiss.), Nr. 28, 338 pp. L. Reichert, Wiesbaden.

1987. Rote Listen, Säugetiere, Beiträge zum Artenschutzprogramm NW, 2. Fassung, Nr. 3. (H. Engländer, R. Feldmann, R. Hutterer, J. Niethammer & H. Roer)

1988. Grzimeks Enzyklopädie — Säugetiere, Bd. 1. Einleitung zu: Höhere Säugetiere — Basisinformation: 398—415.

1988. Grzimeks Enzyklopädie — Säugetiere, Bd. 3.
a) Mäuse und Bilche: Springmausartige: 141—147, Wühler: 206—265, Bilchartige: 276—293.
b) Stachelschweine, Meerschweinchen und Kammfinger: Felsenrattenartige; Sandgräber: 308—313.

1989. Über *Gerbillus pyramidum* (Rodentia, Gerbillidae) im Sudan. — Z. Säugetierk. 54: 57—59. (S. A. Tawill & J. Niethammer)

1989. Gewöllinhalte der Schleiereule (*Tyto alba*) von Kos und aus Südwestanatolien. — Bonn. zool. Beitr. 40: 1—9.

1990. Kleine Säugetiere aus römischen Brunnen des Legionslagers Oberaden, Bergkamen. — Bonn. zool Beitr. 41: 113—120. (J. Niethammer & H. Gemmeke)

1990. Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. 3/I (Insektenfresser, Herrentiere). — AULA-Verlag, Wiesbaden. (J. Niethammer & F. Krapp, Herausgeber)
a) Ordnung Insectivora — Insektenfresser: 13—19. (F. Krapp & J.Niethammer)
b) Familie Erinaceidae Bonaparte, 1838 — Igel: *Erinaceus europaeus* — Braunbrustigel, *Erinaceus concolor* — Weißbrustigel, *Atelerix algirus* — Wanderigel: 26—74.
c) Familie Talpidae Gray, 1825 — Maulwürfe: *Talpa europaea* — Europäischer Maulwurf, *Talpa romana* — Römischer Maulwurf, *Talpa stankovici* — Balkan-Maulwurf, *Talpa caeca* — Blindmaulwurf, *Talpa occidentalis* — Spanischer Maulwurf: 99—161.
d) Familie Soricidae Gray, 1821 — Spitzmäuse: *Crocidura suaveolens* — Gartenspitzmaus: 397—428. (P. Vlasák & J. Niethammer)

1991. Analysen von Eulengewöllen als zeitgemäße Methode der Forschung an kleinen Säugetieren. — Pp. 240—241 in: Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn (Hrsg.): Verantwortung für die Zukunft. Klima- und Umweltforschung an der Universität Bonn. Bonn, 432 pp. (J. Niethammer & P. Boye)

1992. Über einige Hasenschädel (*Lepus europaeus*) von der griechischen Insel Paximada vor Kreta. — Säugetierk. Mitt. 34: 43—49.

1992. Igel (*Erinaceus europaeus*) und andere Säugetiere auf den Azoren. — Säugetierk. Mitt. 34: 59—63. (B. Neukirchen & J. Niethammer)

1992. Kleine Wirbeltiere aus römischen Brunnen des Legionslagers in Oberaden. — Pp. 267—277 in: Das Römerlager in Oberaden III. Verlag Aschendorf, Münster. (H. Gemmeke & J. Niethammer)

Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig,
Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 15—32	Bonn, Juni 1996

A research information system for mammals with Palaearctic examples

Robert S. Hoffmann

Abstract. The scientific information associated with mammal specimens is of critical importance to virtually all kinds of research by mammalogists. As long as those data can be found only on specimen tags or in catalogs, they remain difficult and time-consuming to access. A research information system for mammals is presented which encourages the incremental development of a computerized database to make access to specimen data easier, and which will allow such data to be combined with other data "layers" in a Geographic Information System. The proposed system is illustrated with several examples based on Palaearctic mammals, and various difficulties are discussed.

Key words. Research information system, geographic information system, research data management, mammals, Palaearctic Region.

Introduction

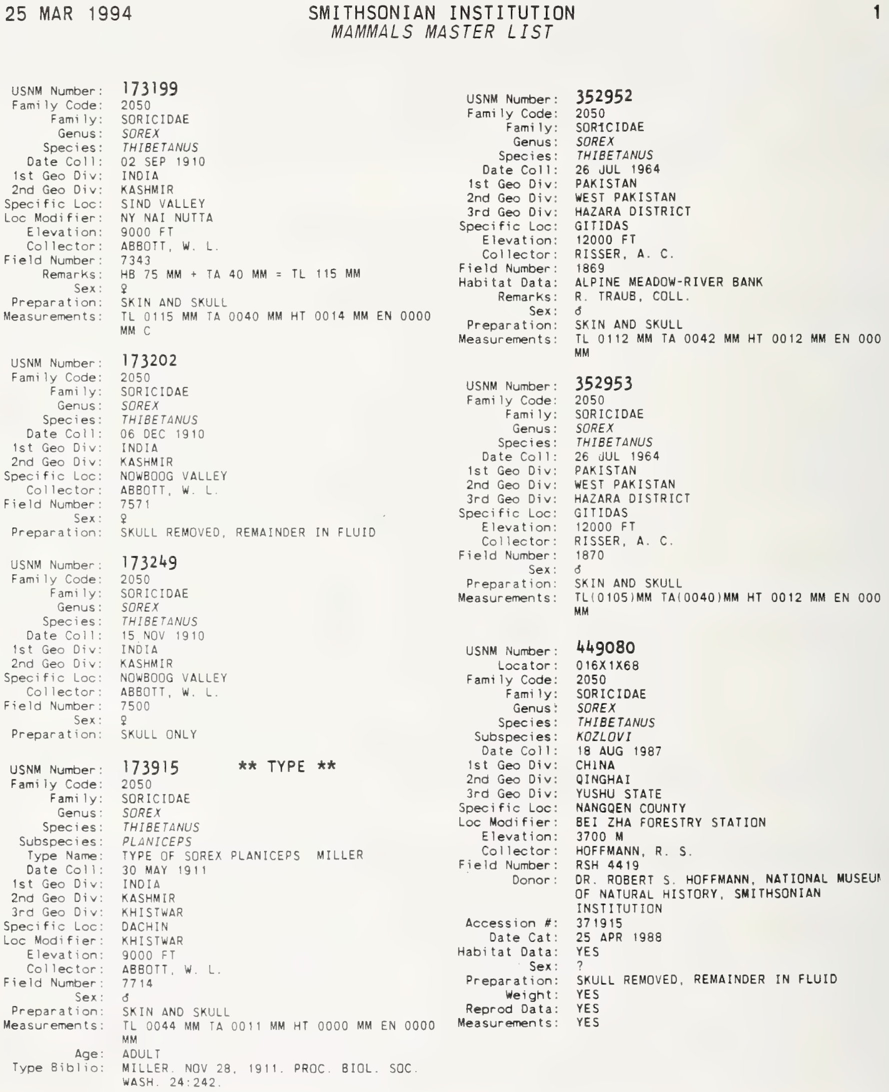
For several hundred years the information associated with natural history specimens was recorded manually, typically with pen and ink on paper. The first record of specimen information was on field labels and in the collector's field catalog made at the time a specimen was collected. This tradition is still widely followed, although lap-top computers robust enough to be taken into the field have begun to complement the manual tradition. Information recorded in the field is then transferred to museum collection records, in the past manually but now more often entered into a computer which then produces accession, museum catalogs, and specimen records as needed. In this way a digitized specimen information system can be built; information on specimens placed in the collection prior to the computer age can be captured retrospectively in the same format. Many museums now have such specimen databases in various states of completeness, and a hard copy can be produced from such a database in various formats (Table 1). Such computerized specimen information systems may be coupled with software designed for collection management functions, such as incoming and outgoing loan records, accession/deaccession statistics, and specimen location; such functions are analogous to library systems, and will not be addressed here.

Most existing research information databases are two-dimensional, or what are termed "flat files," although there are a growing number with relational structure (see below). Such files are useful to collection users, in that they may be manipulated to produce listings of specimens in the collection by taxon or locality; for example, all specimens of the genus *Ochotona* (Table 2), or all specimens from China (Table 3). Such listings, with either partial (Table 2), or full (Table 3) data fields, can be supplied to visitors or sent out in response to inquiry. Recently, such collection data have been made available on Internet via gopher servers. A partial list of databases already available on Internet is presented in Table 4 (Miller 1994).

Specimen information for research

A “flat file” database does not take full advantage of the capabilities of computer technology. “Relational” and “object-oriented” database management systems provide many more possibilities for manipulating specimen information, permitting the user to ask more, and more sophisticated questions; e. g. structured queries (Hoffmann 1993). Some of the most powerful computer applications are those subsumed under the general name Geographic Information Systems (GIS) (Dangermond 1993; McLaren & Braun 1993). However, in order

Table 1: USNM specimen information system, Division of Mammals, National Museum of Natural History; sample page, *Sorex thibetanus* [*planiceps*].



```
25 MAR 1994                SMITHSONIAN INSTITUTION                1
                             MAMMALS MASTER LIST

   USNM Number:  173199
   Family Code:  2050
        Family:  SORICIDAE
         Genus:  SOREX
       Species:  THIBETANUS
     Date Coll:  02 SEP 1910
   1st Geo Div:  INDIA
   2nd Geo Div:  KASHMIR
  Specific Loc:  SIND VALLEY
  Loc Modifier:  NY NAI NUTTA
     Elevation:  9000 FT
     Collector:  ABBOTT, W. L.
  Field Number:  7343
       Remarks:  HB 75 MM + TA 40 MM = TL 115 MM
           Sex:  ♀
   Preparation:  SKIN AND SKULL
  Measurements:  TL 0115 MM TA 0040 MM HT 0014 MM EN 0000
                 MM C

   USNM Number:  173202
   Family Code:  2050
        Family:  SORICIDAE
         Genus:  SOREX
       Species:  THIBETANUS
     Date Coll:  06 DEC 1910
   1st Geo Div:  INDIA
   2nd Geo Div:  KASHMIR
  Specific Loc:  NOWBOOG VALLEY
     Collector:  ABBOTT, W. L.
  Field Number:  7571
           Sex:  ♀
   Preparation:  SKULL REMOVED, REMAINDER IN FLUID

   USNM Number:  173249
   Family Code:  2050
        Family:  SORICIDAE
         Genus:  SOREX
       Species:  THIBETANUS
     Date Coll:  15 NOV 1910
   1st Geo Div:  INDIA
   2nd Geo Div:  KASHMIR
  Specific Loc:  NOWBOOG VALLEY
     Collector:  ABBOTT, W. L.
  Field Number:  7500
           Sex:  ♀
   Preparation:  SKULL ONLY

   USNM Number:  173915       ** TYPE **
   Family Code:  2050
        Family:  SORICIDAE
         Genus:  SOREX
       Species:  THIBETANUS
    Subspecies:  PLANICEPS
     Type Name:  TYPE OF SOREX PLANICEPS  MILLER
     Date Coll:  30 MAY 1911
   1st Geo Div:  INDIA
   2nd Geo Div:  KASHMIR
   3rd Geo Div:  KHISTWAR
  Specific Loc:  DACHIN
  Loc Modifier:  KHISTWAR
     Elevation:  9000 FT
     Collector:  ABBOTT, W. L.
  Field Number:  7714
           Sex:  ♂
   Preparation:  SKIN AND SKULL
  Measurements:  TL 0044 MM TA 0011 MM HT 0000 MM EN 0000
                 MM
           Age:  ADULT
   Type Biblio:  MILLER. NOV 28, 1911. PROC. BIOL. SOC.
                 WASH. 24:242.

   USNM Number:  352952
   Family Code:  2050
        Family:  SORICIDAE
         Genus:  SOREX
       Species:  THIBETANUS
     Date Coll:  26 JUL 1964
   1st Geo Div:  PAKISTAN
   2nd Geo Div:  WEST PAKISTAN
   3rd Geo Div:  HAZARA DISTRICT
  Specific Loc:  GITIDAS
     Elevation:  12000 FT
     Collector:  RISSER, A. C.
  Field Number:  1869
  Habitat Data:  ALPINE MEADOW-RIVER BANK
       Remarks:  R. TRAUB, COLL.
           Sex:  ♂
   Preparation:  SKIN AND SKULL
  Measurements:  TL 0112 MM TA 0042 MM HT 0012 MM EN 000
                 MM

   USNM Number:  352953
   Family Code:  2050
        Family:  SORICIDAE
         Genus:  SOREX
       Species:  THIBETANUS
     Date Coll:  26 JUL 1964
   1st Geo Div:  PAKISTAN
   2nd Geo Div:  WEST PAKISTAN
   3rd Geo Div:  HAZARA DISTRICT
  Specific Loc:  GITIDAS
     Elevation:  12000 FT
     Collector:  RISSER, A. C.
  Field Number:  1870
           Sex:  ♂
   Preparation:  SKIN AND SKULL
  Measurements:  TL(0105)MM TA(0040)MM HT 0012 MM EN 000
                 MM

   USNM Number:  449080
       Locator:  016X1X68
   Family Code:  2050
        Family:  SORICIDAE
         Genus:  SOREX
       Species:  THIBETANUS
    Subspecies:  KOZLOVI
     Date Coll:  18 AUG 1987
   1st Geo Div:  CHINA
   2nd Geo Div:  QINGHAI
   3rd Geo Div:  YUSHU STATE
  Specific Loc:  NANGQEN COUNTY
  Loc Modifier:  BEI ZHA FORESTRY STATION
     Elevation:  3700 M
     Collector:  HOFFMANN, R. S.
  Field Number:  RSH 4419
         Donor:  DR. ROBERT S. HOFFMANN, NATIONAL MUSEU
                 OF NATURAL HISTORY, SMITHSONIAN
                 INSTITUTION
   Accession #:  371915
      Date Cat:  25 APR 1988
  Habitat Data:  YES
           Sex:  ?
   Preparation:  SKULL REMOVED, REMAINDER IN FLUID
        Weight:  YES
   Reprod Data:  YES
  Measurements:  YES
```

to employ specimen information in a GIS, the locality from where the specimen was obtained must be expressed in geographic coordinates, usually degrees, minutes and seconds of arc, rather than in alphanumeric terms (e.g., Dasht, 85 km west of Bujnurd). Many GIS and mapping programs further require coordinates to be converted into decimal degrees (37 degrees 19 minutes N, 56 degrees 01 minutes E = 56.0167 E, 37.3167 N). UTM coordinates are used when geographic position is determined from military maps, and in some foreign mapping systems (e.g., Argentina, Antarctica). Geographic coordinates of collecting localities have not routinely been determined in the past, although pressure to record this data field for contemporary field work is increasing.

Retrospective capture of specimen information is a daunting task for large collections. In addition to the cost of data input, the labor cost of estimating geographic coordinates for localities is high; the process involves first finding the locality in a published gazetteer or on a map. Gazetteer information provides latitude and longitude coordinates which are quickly convertible into decimal degrees, but they are not always consistent. However, if the locality is located only on a map, then the coordinate values must be estimated by measuring from the latitude and longitude indications on that map. This activity not only is more time consuming, but error is introduced as well (see below). If the locality cannot be located in published sources, one may need to retrace the route of the collecting expedition from published or unpublished sources (Hoffmann 1996); this procedure increases the cost per locality by orders of magnitude, effectively restricted to very important localities such as taxon type localities.

Given the cost associated with entering specimen information into a relational database, a modest start is desirable. What is first needed is a standard for recording in digital form a hierarchical set of fields associated with individual specimens, or specimen lots, so that

Table 2: Sample page of partial data on *Ochotona* specimens in USNM.

```
03/31/81                                FWS OCHOTONA RECAPTURE                                 PAGE     1
                                                             PESHAWAR

 00323334                                                                                TOTAL:     1
- - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - -
  OCHOTONA  ALPINA                            USSR                 SIBERIA

 00001466  A  ?                                                                          TOTAL:     1
- - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - -
  OCHOTONA  ALPINA        ARGENTATA           CHINA                KANSU

 00240726  J  F             00240727  J  M                                               TOTAL:     2
- - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - -
  OCHOTONA  ALPINA        NITIDA              USSR                 SIBERIA

 00175390  I  F             00175391  I  M             00175393  I  M            00175395  I  F
 00175397  I  M             00175400  I  M             00175402  I  M            00175403  I  M
 00175405  I  F             00175406  I  M             00175407  I  M            00175409  I  F
 00175410  I  F             00175412  I  M             00175414  I  F            00175418  I  M      TOTAL:    16
- - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - -
  OCHOTONA  COLLARIS                          CANADA               BRITISH COLUMBIA

 00099193  I  F             00127142  I  M             00128581  I  M            00128582  I  F
 00128583  I  F                                                                          TOTAL:     5
- - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - -
  OCHOTONA  COLLARIS                          CANADA               YUKON

 00134936  I  M             00134937  I  F             00134938  I  M            00134939  I  M      TOTAL:     4
- - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - - -
  OCHOTONA  COLLARIS                          UNITED STATES        ALASKA

 00013651  I  ?             00014383  I  ?             00014384  I  ?            00014385  I  ?
 00099192  I  M             00131258  I  F             00131259  I  M            00131260  I  F
 00131261  I  F             00131262  I  M             00131263  I  M            00131264  I  M
 00131265  I  F             00131266  I  M             00131267  I  F            00131268  I  M
 00131269  I  M             00131270  I  F             00131271  I  F            00131272  I  F
 00131273  I  M             00131274  I  M             00131275  I  M            00131276  I  M
 00131277  I  M             00131278  I  M             00131279  I  F            00131280  I  F
 00131281  I  M             00131282  I  M             00131284  I  M            00131285  I  M
 00131286  I  M             00131287  I  F             00131288  I  M            00131289  I  F
 00131290  I  F             00131291  I  M             00131292  I  M            00131293  I  M
 00131294  I  M             00131295  I  M             00131296  I  M            00131297  I  M
 00131298  I  F             00131299  I  F             00131300  I  M            00131301  I  M
 00131302  I  M             00131303  I  F             00131304  I  F            00131305  I  F
 00131306  I  F             00131307  I  F             00131308  I  M            00131309  I  M
 00131310  I  M             00131312  I  F             00131314  I  M            00131315  I  M
 00131317  I  F             00131318  I  F             00131319  I  M            00131320  I  M
 00131321  I  F             00131322  I  M             00131323  I  F            00131324  I  M
 00131325  I  F             00131326  I  M             00131327  I  F            00131328  I  M
 00131329  I  M             00131330  I  F             00131331  I  M            00131332  I  F
 00131333  I  F             00131334  I  M             00131335  I  F            00131336  I  M
 00131337  I  M             00131338  I  M             00131339  I  M            00131340  I  M
 00131341  I  F             00131342  I  F             00131343  I  F            00131890  G  F
 00131891  G  M             00131892  G  F             00148589  I  M            00148590  I  F
 00148591  I  F             00148592  I  M             00148593  I  M            00157225  I  M
 00157226  I  F             00157227  I  F             00157228  I  F            00157229  I  M
 00157230  I  M             00175128  I  ?             00176331  E  ?            00241741  I  M
```

incremental progress may be made on developing a useable and expandable research information system. The sequence of data will vary, depending upon whether data elements are entered in the field at the time of specimen capture, or in the museum at the time specimens are accessioned on one hand, or on the other, retrospective data capture of cataloged specimens is undertaken. The latter is discussed first, since it poses the greater challenge to mammalogists.

Data elements are grouped into three sets of fields for retrospective data capture, with a specific example in parenthesis; these are consistent with the Spatial Data Transfer Standards (SDTS) (Fegeas et al. 1992).

Primary Fields

1. Identifier
    a. Collection acronym (USNM = National Museum of Natural History, Washington, D.C., U.S.A.)
    b. Specimen/lot catalog/accession number (575980)
2. Taxon name (standard reference, Mammal species of the World, 2nd ed., 1993; see Hutterer 1993)
    a. Genus (Lasiopodomys)
    b. Species (fuscus)
    c. Subspecies if available (monotypic)
    d. When assigned, by whom, if available (R.S. Hoffmann, 1995)
3. Locality coordinates, decimal degrees
    a. Longitude (97.8500 E)
    b. Latitude (35.4833 N)
    c. How estimated (atlas; Zhonghua Renmin Gongheguo . . .)
4. Specimen type
    a. Holotype
    b. Lectotype
    c. Neotype
    d. Other (ordinary)

These four primary fields are sufficient to determine a collection's holdings, and to plot taxon distributions, either to produce simple range maps, or as part of a GIS system. Field 4 permits the identification of type localities for species or subspecies names and for synonyms, and production of type catalogs. While most museums hold relatively few type specimens, the information they contain is especially important for systematists and biogeographers, and priority should be assigned to computerizing such information.

Additional fields are classed, somewhat arbitrarily, as secondary and tertiary.

Secondary Fields

5. Locality descriptors, alphanumeric, if available
    a. Primary: country/ocean, etc. (China)
    b. Secondary: state, province, oblast/sea etc. (Qinghai province)
    c. Tertiary: prefecture, autonomous region (Guoluo Zizhizhou)
    d. Quaternary: county, region/gulf, bay, etc. (Dulan County)
    e. Stated Place, Locality: town, geographic feature (Hong Shui Chuan valley)
    f. Relation to Place, in km, miles, etc. (N/A = not applicable/available)
    g. Distance above/below mean sea level, in ft. or m. (3,747 m)
6. Date specimen was obtained, Gregorian calendar
    a. Year (1986)
    b. Month if available (Aug.)
    c Day if available (12)
7. Name of collector(s)
    a. Family name(s) (Mitchell, Halfpenny)
    b. Given name(s) or initial(s) (R.M., J.)
    c. Collector's field number(s) (Q001)
8. Sex
    a. Female/male/undetermined (male)

Tertiary Fields

9. Nature of specimen (skin and skull)
10. Authority for taxon name
    a. Name (E. Büchner)
    b. Date (1889)
11. Published source of taxon name
    a. Journal/book name (Wiss. Res. Przewalski Cent.-Asien Reisen)
    b. Volume number/publisher (Zool., I [Säuget.]) . . .
    c. Page number (25)
12. Synonyms (Microtus strauchi var. fuscus Büchner 1889, M. leucurus Blyth 1863 [part])
13. Common name(s) (Plateau vole)

Computerized catalogs usually include many of the data in these fields (see Tables 1, 3), but they often lack elements 2d, 10—13, and most importantly, element 3. These computerized elements, even if in flat file structure, can be transferred electronically to a relational database, so they need not be re-entered.

The four primary fields, plus the suggested four secondary fields, permit the system user to answer the basic questions --

1. In what collection is the specimen housed?
2. To what taxon is it presently assigned?
3. At what place and time was it collected, and by whom?
4. What is the sex of the specimen, if known?

The four primary fields alone will provide full answers to the first two, but to the third question (what place, . . .?) only in part, and only if the locality coordinates are plotted on a computer-generated map along with appropriate political boundaries.

Table 3: Sample page of full data on Chinese specimens in USNM.

```
                                                    CHINESE MAMMALS IN USNM 1983
P:  091 ....2....V....3....V....4....V....5....V  ....2....V....3....V....4....V....5....V  ....2....V....3....V....4....V....5....V
04/19/83....6....V....7....V....                  ....6....V....7....V....                  ....6....V....7....V....

406 01    TL 0000 MM TA 0000 MM HT 0000 MM EN 0000  TL 0000 MM TA 0000 MM HT 0000 MM EN 0000  TL 0000 MM TA 0000 MM HT 0000 MM EN 0000
    01     MM                                        MM                                        MM
450 01                                                                                        MILLER. G. S. 1900. PROC. WASH. ACAD. SC
    01                                                                                        I. 2:39

SERIAL    C0172539 ******************************   00172540 ******************************   00172541 ******************************
065 01    SORICIDAE                                 SORICIDAE                                 SORICIDAE
071 01    CROCIDURA                                 CROCIDURA                                 CROCIDURA
075 01    SUAVEOLENS                                SUAVEOLENS                                SUAVEOLENS
078 01    COREAE                                    COREAE                                    COREAE
095 01    20 OCT 1909                               21 OCT 1909                               22 OCT 1909
100 01    CHINA                                     CHINA                                     CHINA
102 01    SHANSI                                    SHANSI                                    SHANSI
104 01    TAI-YUAN                                  TAI-YUAN                                  TAI-YUAN
106 01    5 MI S                                    5 MI S                                    5 MI S
112 01    2600 FT                                   2600 FT                                   2600 FT
125 01    SOWERBY, A. DE C.                         SOWERBY, A. DE C.                         SOWERBY, A. DE C.
126 01    272                                       274                                       278
401 01    M                                         M                                         F
402 01    I                                         I                                         I
406 01    TL 0084 MM TA 0034 MM HT 0011 MM EN 0006  TL 0088 MM TA 0033 MM HT 0012 MM EN 0007  TL 0084 MM TA 0031 MM HT 0012 MM EN 0006
    01     MM HB 0050 MM                             MM HB 0055 MM                             MM HB 0053 MM

SERIAL    00256688 ******************************   00260758 ******************************   00268760 ******************************
005 01    018X6X47
065 01    SORICIDAE                                 SORICIDAE                                 SORICIDAE
071 01    CROCIDURA                                 CROCIDURA                                 CROCIDURA
075 01    SUAVEOLENS                                SUAVEOLENS                                SUAVEOLENS
073 01    COREAE                                    PHAEOPUS                                  SHANTUNGENSIS
095 01    24 APR 1925                               28 DEC 1931                               12 MAR 1928
100 01    CHINA                                     CHINA                                     CHINA
102 01    KIANGSU                                   SZECHUAN                                  CHEKIANG
104 01    HUAI YUAN                                 LUNG MIN CHIAO                            TUNG LU
125 01    WILDER, G. D.                             SMITH, F. T.                              WRIGHT, J. T.
126 01    NO NUMBER                                 A 169                                     2378
401 01    ^                                         M                                         M
402 01    K                                         I                                         I
406 01    TL 0000 MM TA 0000 MM HT 0000 MM EN 0000  TL 0102 MM TA 0040 MM HT 0011 MM EN 0000  TL 0096 MM TA 0036 MM HT 0013 MM EN 0008
    01     MM                                        MM HB 0062 MM                             MM

SERIAL    00279333 ******************************   00260757 ******************************   00260759 ******************************
065 01    SORICIDAE                                 SORICIDAE                                 SORICIDAE
071 01    CROCIDURA                                 EPISORICULUS                              EPISORICULUS
075 01    VORAX                                     CAUDATUS                                  CAUDATUS
078 01                                              SACRATUS                                  SACRATUS
095 01    26 AUG 1945                               29 JAN 1932                               01 APR 1932
100 01    CHINA                                     CHINA                                     CHINA
102 01    KWEICHOW                                  SZECHUAN                                  SZECHUAN
104 01    KWEIYANG                                  TA CHO FU                                 LU ERH CHEH
125 01    STAGER, K. E.                             SMITH, F. T.                              SMITH, F. T.
126 01    2635                                      C 53                                      C 363
401 01    F                                         M                                         M
402 01    I                                         I                                         I
```

Table 4: Partial list of specimen information databases available on Internet as of May 1994 (Miller 1994).

Biological Collections Databases Available On Internet

Internet provides unparalleled opportunities to make data from museum collections available (e.g., Miller, 1993, Bull. Ent. Res.83: 471-474). Gopher servers have become popular interfaces for databases of many kinds. Museum collection data are only beginning to become available. The following list includes those collections databases known to me in May 1994. The list is incomplete; and ASC will publish updates as they are received. All these databases may be reached via the Biodiversity and biological collections gopher at Harvard University, or via other gophers, some of which are listed below (except the U.S. National Fungus collection, available only via telnet). This list includes only databases dealing with specimen data, not those dealing primarily with taxonomic or other data and does not include living collections. Sizes of databases refer to approximate number of records; in some cases a record includes more than one specimen (e.g., a lot). A database is considered complete if it includes all the records available for the category suggested by the title. These databases include over 2 million records already and are growing rapidly.

SUBJECT	SIZE	COMPLETE
PLANTS & FUNGI		
Aust. Nat. Bot. Garden herbarium	160,000	no
Univ. Texas Herbarium types	4,000	yes
Harvard Univ. Herbarium types	30,000	no
Farlow Herbarium diatom exsiccatae	13,000	no
Calif. Acad. Sci. Herbarium types	9,000	yes
Smithsonian plant types	88,000	yes
Australian plant specimens (ERIN database)	800,000	no
U.S. National Fungus Collection (USDA)	550,000	no
INVERTEBRATES		
Australian animal specimens (ERIN database)	50,000	no
Boulder County, Colorado insects	26,000	no
Calif. Acad. Sci. Invertebrate Types	4,800	yes
Museum of Comparative Zoology insect types	15,000	no
Museum Comp. Zool. Microlepidoptera types	600	yes
Museum of Comparative Zoology spider types	3,500	yes
Univ. Calif. Mus. Paleo. invertebrate types	11,000	yes
Univ. Calif. Mus. Paleo. microfossil types	?	no
VERTEBRATES		
Cornell University fish collection	70,000	?
Museum of Comparative Zoology fish types	2,500	no
Univ. Texas Austin fish	23,000	yes
Univ. Calif. Mus. Paleo. vertebrate types	7,800	yes
Slater Museum birds	20,000	yes
Neotropical fish collections (NEODAT Project)	280,000	no

GOPHER ADDRESSES	
Australian Nat. Botanic Garden	osprey.erin.gov.au
Biodiveristy and Biol. Collections, Cornell	muse.bio.cornell.edu
Biodiversity gopher at Harvard	huh.harvard.edu
Environmental Resources Info. Network	kaos.erin.gov.au
NEODAT Project (Neotropical fish)	fowler.acnatsci.org
Smithsonian Institution	nmnhgoph.si.edu
Univ. Calif. Museum Paleontology	ucmp1.berkeley.edu
Univ. Colorado	gopher.colorado.edu
California Academy of Sciences	cas.calacademy.org

TELNET	
U.S. National Fungus Collection access with "login user" and "user"	fungi.ars-grin.gov

Submitted by Scott Miller, Bernice P. Bishop Museum, Honolulu.

The five tertiary data fields (9—13), while not contributing to computerized distribution mapping and GIS capability of the data set, are of great value to systematists, and to non-specialist users. Fields 8 and 9 (nature of specimen, sex) are important to a systematist contemplating a visit (or loan request) to a collection for research purposes. That systematist may also refer to fields 10 and 11 (author of taxon name and where and when the type description was published). Field 12 (listing of all recognized synonyms) is equally useful to a specialist or non-specialist wishing to determine to what taxon a particular item of published information refers, or what name is currently considered valid for a taxon. Finally, field 13 (common name) provides an entrée to the database available to the non-specialist who is unfamiliar with scientific names. This field may be omitted; a taxon without a recognized common name is unlikely to be a taxon in which a non-specialist would be interested. Authoritative lists of common names of mammals already exist (Corbet & Hill 1991; Sokolov 1984) that can serve as a basis for establishing an authority file for this element.

Two points are worth emphasizing. First, decimal degree coordinates are chosen as the primary locality descriptor (no. 3) rather than a conventional alphanumeric locality name (secondary element no. 5), because the information in no. 5 is contained implicitly within no. 3, but no. 5 alone does not permit computer manipulation, without which the specimen information system will have limited usefulness. Second, the taxon name must be regarded as provisional; a name on a specimen label in a collection may be out-of-date even if the specimen is correctly identified, or the specimen may be misidentified. Hence, element 2d under the taxon name, which provides evidence of the currency of the name used. For example, *Sorex thibetanus planiceps*, listed in the USNM data-base (Table 1), is considered a full species (*S. planiceps*) by Hutterer (1993), but is assigned to a different species, *S. minutus* [*planiceps*], by Roberts (1977) (see Hoffmann 1996).

If data acquisition in the field, or at the time of accessioning/cataloging specimens, is contemplated, it may be difficult to assign a taxon name (2) or specimen type (4) if the identity of the specimen is uncertain. If geographic coordinates of collecting localities (3) have not already been determined while in the field, they too will require further work before they can be added to the database. Thus, it is very important to encourage field collectors to acquire locality coordinates while in the field, either from maps or by instrument (see below), to avoid delay and additional costs. If a portable computer is available, in most cases elements 2—9, plus metrics and reproductive data (see below) can be captured directly, and then upon return transferred electronically to the database.

In addition to the basic "what, where, when, who" questions, other sorts of data can be added to the specimen record, limited only by the imagination and industry of the compiler or the individual researcher. A brief and incomplete list follows:

1. Metrics
   External
   a. Body mass (42.5 g)
   b. Total length (142 mm)
   c. Tail length (31 mm)
   d. Head-body length (111 mm)
   e. Hind foot length (21 mm)
   f. Ear length (12 mm)
   etc.
   (Note that other measurements may be more appropriate for other sorts of mammals, such as bats or cetaceans).
   Cranial
   a. Greatest length of skull etc.
   Mandibular
   a. Greatest length of mandible etc.
2. Reproductive parameters
   a. Number and size of embryos, placental scars, corpora lutea, etc.
   b. Testes dimensions (length, 3 mm)
   c. Condition of seminal vesicles

3. Age; relative or absolute (subadult)
4. Habitat descriptors (grassland with sparse cover)
5. Environmental parameters--climatic zone, distance to water, etc.
6. Behavioral descriptors (colonial)
7. Chromosomal parameters; diploid number, fundamental number, relative arm length and centromere position
8. Relative mobility of allozymes

Some of the above-listed fields are subjective, but they (and others) may be of value in particular cases; often such data will not be available. Citations to literature might be substituted for actual data. This general approach is the basis of the Biodiversity Information Management System (BIMS) developed by Costa Rica's National Institute for Biodiversity (INBio) and Intergraph Corp.

Results

The above example is based on a single specimen of *Lasiopodomys fuscus*, a poorly-known species of vole inhabiting the Tibetan Plateau. I have examined 32 specimens of this species from six localities, all in Qinghai province, China. A second, abbreviated example of the database structure follows:

1. ZIN (= Zoological Institute, St. Petersburg) 1907
2. Lasiopodomys fuscus, R. S. Hoffmann, 1995
3. 96.25006 E, 33.6667 N; atlas, Zhonghua Renmin Gongheguo. . .
4. Lectotype
5. China, Qinghai Prov., Yushu A. P. (= Autonomous Prefecture), Zhidoi Co., Zhi Qu river
6. 1884, June
7. Przheval'skii, N.

This specimen, a lectotype I have designated, defines the type locality of the species, as well as the type specimen, since the original describer did not select a holotype (Hoffmann 1996).

These two specimens, plus 30 others from four additional localities within Qinghai province, can be plotted (Fig. 1) to define the presently known range of the species, which appears to be endemic to the Tibetan Plateau. Other specimens I have not studied, in Chinese collections (Chang & Wang 1963; Zheng & Wang 1980; Cai 1982), are within the range thus defined. Still other specimens I have not found, or those misidentified in collections, may fall outside the range as presently defined, thus necessitating range revision when they are discovered and added to the database.

Another example of a recently recognized polytypic species, *Crocidura gmelini*, illustrates the usefulness and flexibility of this system.

1. AMNH (= American Museum of Natural History) 88745
2. Crocidura gmelini gmelini, R. S. Hoffmann, 1995
3. 56.0167 E, 37.3167 N; gazetteer, Lay, 1967
4. Neotype
5. Iran, Khorassan province, Bujnurd district, 85 km W Bujnurd, Dasht, 3200 ft. elevation.
6. 1938, Nov. 24
7. Goodwin, G. G., 3873
8. Male
9. Skin and skull
10. P.S. Pallas, 1811
11. Zoographia Rosso-asiatica, Petropoli . . .
12. Sorex minutus gmelini, C. hyrcania, C. suaveolens (part)
13. Gmelin's white toothed shrew

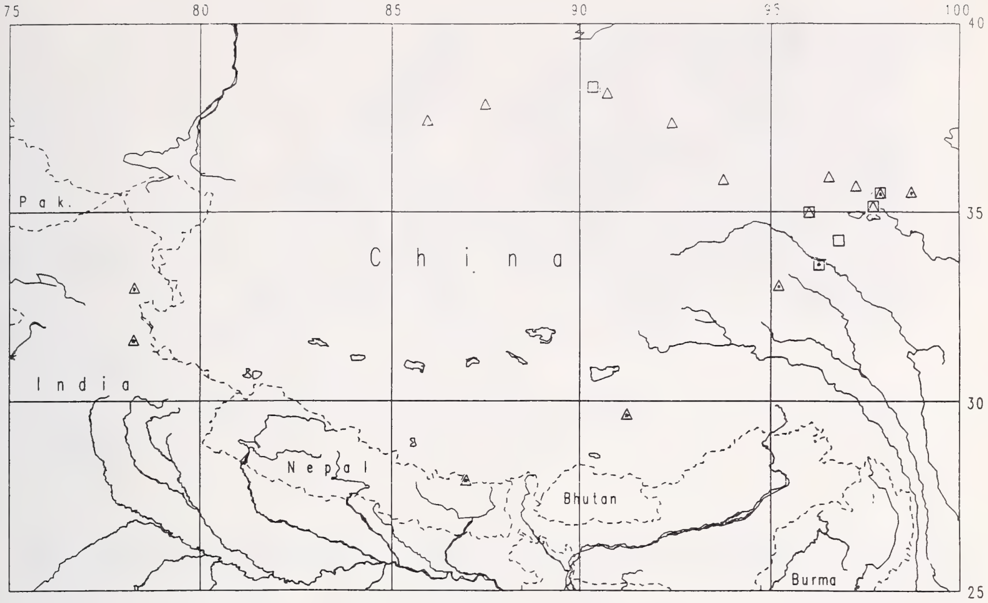


Fig. 1: Distribution map of the Plateau vole, *Lasiopodomys fuscus* (Büchner, 1889) (open squares), based on 32 specimens from six localities, and selected localities of sympatric *Microtus leucurus* Blyth, 1863 (open triangles) (from Hoffmann 1996).

1. BM(NH)
2. Crocidura gmelini portali
3 34.9333E, 31.8667N; Times Atlas
4. Holotype
5. Israel, SE of Tel Aviv, Ramla (=Ramle, Ramleh)
6. N/A
7. Portal, M.
8. Undetermined
9. Skin and skull
10. O. Thomas, 1920
11. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 9(5): 119

These two examples, plus four other assigned names (*ilensis*, *lar*, *lignicolor*, *mordeni*) representing 20 localities, define the currently known geographic distribution of *Crocidura gmelini* (Fig. 2).

The specific epithet, *gmelini*, was bestowed by Pallas (1811), on a specimen he allocated to genus "*Sorex*" in the original Linnaean sense. "*Sorex*" *gmelini* has usually been considered a synonym of *Sorex minutus*, while other specimens of small *Crocidura* from Middle and Central Asia have been assigned to *C. suaveolens* (Lay 1967; Hassinger 1973; Roberts 1977; Hutterer 1993). However, *C. gmelini*, first assigned to *Crocidura* by Goodwin (1940) as a distinct species, is locally sympatric with, and morphologically distinct from, *C. suaveolens* in northwestern Iran (Catzeflis et al. 1985), and should be considered a distinct species (Hoffmann 1996).

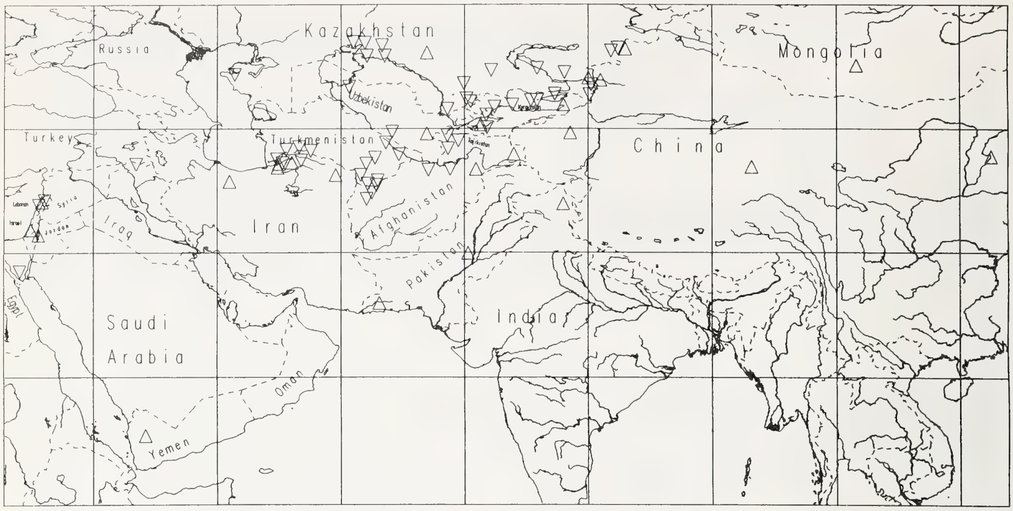


Fig. 2: Distribution map of Gmelin's white toothed shrew, *Crocidura gmelini* (Pallas, 1811). Open triangles, specimen records; inverted triangles, literature records (revised from Hoffmann 1996).

Other specimens in The Natural History Museum, London, which I had not yet examined when I recognized *gmelini* (Hoffmann 1996), are from Israel, Jordan, Syria, and the Arabian Peninsula; Harrison & Bates (1991) discuss these and other specimens from Iraq which I have not seen and comment: "Possibly a second subspecies [of *C. suaveolens*] should be recognized within the region since specimens from southern Israel, Sinai and Saudi Arabia appear to be relatively small, as compared to northern Israel and Lebanon. If this proves the case, the name *portali* is available." Thomas (1920) in describing *portali* noted its resemblance to *C. ilensis* (= *gmelini*); I have examined the holotype of *portali* and concur with Thomas; it is assignable to *C. gmelini*, as are other specimens from Lebanon, Israel, the Sinai, North Yemen and probably Iraq (Fig. 2); they differ from C. *arabica* in their unreduced third upper molars (Hutterer & Harrison 1988).

There are other records of *C.* "*suaveolens*" from Middle Asia (Kazakhstan, Kirghizstan, Tadzhikistan, Turkmenistan, Uzbekistan, Iraq) that, on the basis of geographic location and habitat affinities, can be provisionally assigned to *C. gmelini* (Kuzyakin, in Bobrinskii et al. 1965). Geographic coordinates of these 40 additional localities can be estimated by digitizing the appropriate dots on Kuzyakin's published map using Arc/Info; the distribution map (Fig. 2) displays the specimen localities referred to here, plus others listed in Hoffmann (1995) as triangles, whereas those localities geocoded from Kuzyakin's map are displayed as inverted triangles.

Discussion

The database elements proposed here are those usually compiled for a collected specimen (or associated with the specimen after it has been studied further) except one — the geographic coordinates of the collecting locality.

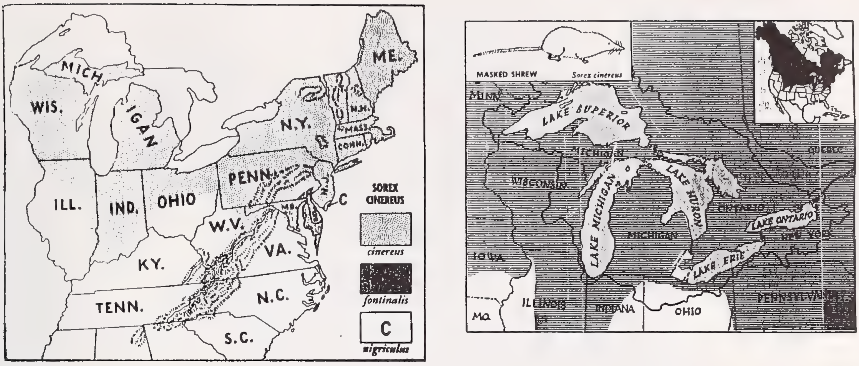
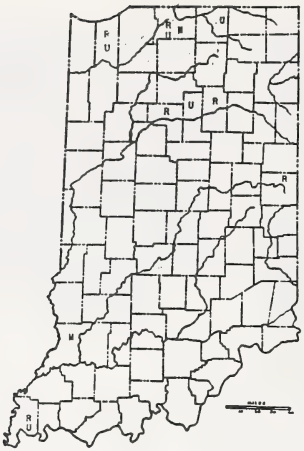

MICHIGAN
WIS.
ILL.
IND.
OHIO
KY.
TENN.
PENN.
N.Y.
ME.
N.H.
MASS.
CONN.
W.V.
VA.
N.C.
S.C.
N.J.
MD.
C
SOREX CINEREUS
cinereus
fontinalis
C
nigriculus
MASKED SHREW
Sorex cinereus
MINN.
LAKE SUPERIOR
MICHIGAN
WISCONSIN
LAKE MICHIGAN
LAKE HURON
ONTARIO
LAKE ONTARIO
QUEBEC
NEW YORK
LAKE ERIE
IOWA
ILLINOIS
INDIANA
OHIO
PENNSYLVANIA
MO.

Fig. 3: General distribution maps of the masked, or cinereus shrew, *Sorex cinereus*. Left, Eastern United States (Hamilton 1943); right, Great Lakes region (Burt 1957).

In the 19th and early 20th centuries, publications that included mammalian distributional data were usually in the form of catalogs or natural histories. Lists of locality records, or of specimens examined, were not included, and range maps, if included at all, were generalized outline maps; this is still true of many semi-popular faunal monographs (Hamilton 1943; Burt 1957) (Fig. 3). Such general maps may not be concordant. In figure 3, left, from Hamilton (1943), *Sorex cinereus* is indicated as occurring throughout the state of Indiana (IND.) except the extreme south, whereas in figure 3, right, from Burt (1957), the species' indicated absence in eastern Indiana is evident. One of the first to break with this tradition was M. W. Lyon, Jr. (1936), who published a monograph on the mammals of the state of Indiana (U.S.A.) that provided citations to records of occurrence by county, together with distribution maps showing specimen records (Fig. 4). Neither Burt's nor Hamilton's generalized maps agree with the specific locality records published prior to their books by Lyon (1936), even if peripheral localities are used to define a presumptive species range. Of the three peripheral localities listed by Hall (1981) (Fig. 5) for *S. cinereus* in Indiana, only one (Rexville; Lindsey 1960) is new since Lyon's publication, but it supports Hall's presumption that *S. cinereus* once occurred in suitable habitat throughout Indiana although records from a number of counties are still lacking (Mumford & Whitaker 1982). However, Hall's map shows *S. cinereus* occurring on the south bank of the Ohio River in northern Kentucky, a presumption unsupported by specimen records (Barbour & Davis 1974).

Most taxonomic, distributional or faunal works now list localities of specimens examined, and many provide dot maps showing all or some known localities (Davis 1939, Hall 1981) (Fig. 5). What I wish to emphasize is that generalized range maps are at best imprecise, and at worst, inaccurate; dot maps based on computer-plotted coordinates are both more precise and more accurate, as long as the coordinates themselves are accurate.

In order to geocode (i. e., determine geographic coordinates) specimen locality records or create "dot" maps from such sources, as has been done in the examples



Map 4. Published records and specimens in collections of the Cinereous Shrew, *Sorex cinereus cinereus*, in Indiana.

The published records for the eastern Long-tailed Shrew are: Cass (Hahn 1909), Porter (Lyon 1924, Jackson 1928), Posey (Duvernoy 1842, Merriam 1895, Hahn 1909, Jackson 1928), Randolph (Butler 1892), St. Joseph (Engels 1931), Wabash (Butler 1892, Evermann and Butler 1894, Merriam 1895, Hahn 1909).

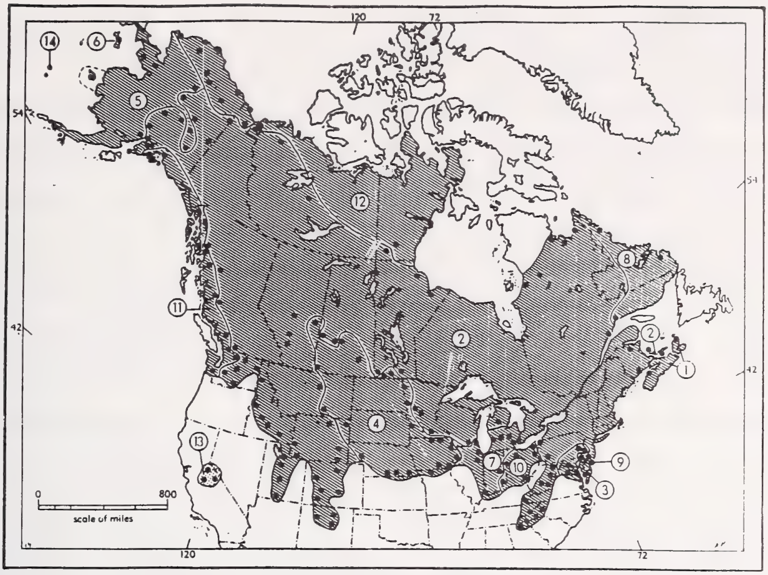
Fig. 4: "Locality-specified" distribution map (Lyon 1936) with associated localities of occurrence, of *Sorex cinereus*.

herein, considerable time and effort is required. A compromise sometimes used is to provide a gazetteer of collecting localities, if the nature of the publication makes this appropriate (e. g., an expeditionary report such as that of Lay 1967). Much less effort per specimen is required to geocode specimen locality information if all of the specimens obtained by a collector on a given date can be identified as coming from the same locality. This can be done by reference to fields 6 and 7, verifying that field 5 is constant, and then geocoding the locality once for all specimens taken there, regardless of the taxon to which they are assigned.

For example, the Street expedition of the Field Museum of Natural History (Chicago) to Iran collected 12 species of mammals from Dasht between October 31 and November 2, 1962, including one specimen of what Lay (1967) identified as *Crocidura suaveolens*, assigned here to *C. gmelini*.

These approaches still leave a large number of specimen localities that must be estimated by the laborious method of first finding the locality in a gazetteer or atlas which either gives its geographic coordinates, or allows their estimation. This traditional, or *map-based*, geocoding method may be replaced by a proposed *relation-based* method, which "has the potential for being much faster because the computer is programmed to do much of the work" (D. Gourley, pers. comm.).

The neotype of *Crocidura g. gmelini* (see above) was selected from among a series of 11 specimens collected from Dasht, 85 km west of Bujnurd, Iran, by Goodwin (1940). Although the geographic coordinates of Dasht are given in several gazetteers, these sources are not in agreement. The U. S. Board of Geographic Names (1956 ed.) gives three localities by this name: 29 ° 32'N, 55 ° 04'E (Kerman prov.); 33 ° 21'N, 59 ° 20'E (Khorassan prov.); and 37 ° 21'N, 56 ° 07'E (Khorassan prov.). The 1984 edition of the same work also gives three places: 30 ° 32'N, 51 ° 17'E (Fars prov.); Dasht see



Map 14. *Sorex cinereus, Sorex lyelli,* and *Sorex hydrodromus.*

1. *S. c. acadicus*
2. *S. c. cinereus*
3. *S. c. fontinalis*
4. *S. c. haydeni*
5. *S. c. hollisteri*
6. *S. c. jacksoni*
7. *S. c. lesueurii*
8. *S. c. miscix*
9. *S. c. nigriculus*
10. *S. c. ohionensis*
11. *S. c. streatori*
12. *S. c. ugyunak*
13. *S. lyelli*
14. *S. hydrodromus*

Sorex cinereus lesueurii (Duvernoy)

1842. *Amphisorex lesueurii* Duvernoy, Mag. de Zool. d'Anat. Comp. et Paleont., Paris, 1842, livr. 25, p. 33, Pl. 50, type from Wabash River Valley, Indiana.

1942. *Sorex cinereus lesueurii,* Bole and Moulthrop, Sci. Publs., Cleveland Mus. Nat. Hist., 5:95, September 11.

MARGINAL RECORDS.—Michigan: Clinton County; Livingston County; Washtenaw County. Indiana: Randolph County; New Harmony. Illinois: St. Anne; Chicago. Wisconsin (Jackson, 1961:32): *Delavan; Tichigan Lake;* Racine.—See addenda.

Sorex cinereus ohionensis Bole and Moulthrop

1942. *Sorex cinereus ohionensis* Bole and Moulthrop, Sci. Publs., Cleveland Mus. Nat. Hist., 5:89, September 11, type from Hunting Valley, Cuyahoga Co., Ohio.

MARGINAL RECORDS.—Ohio: Mechanicsville; Ellsworth; 5 mi. N Minford (Goodpaster and Hoffmeister, 1968:116). Indiana: Rexville (Lindsey, 1960:254). Ohio: Mercer County (Gottschang, 1965:48, as *S. cinereus* only); Maple Grove.

Fig. 5: General distribution map (range boundary) with marginal localities specified for recognized subspecies, of *Sorex cinereus* (Hall 1981). The subspecies *S. c. lesueurii* and *S. c. ohionensis* are those now recognized in Indiana.

Abbasabad-e-Dasht (Khorassan prov.) which is at 33 ° 21'N, 59 ° 20'E; and 37 ° 17'N, 56 ° 00'E (Khorassan prov.). The first Dasht of the 1956 ed. has disappeared in the 1984 ed., to be replaced by a new one; the second has changed its name, and the third has undergone a 7' shift in longitude and a 4' shift in latitude. Reference to The Times Atlas of the World (1959 ed.) reveals only one Dasht, whose coordinates are given as 37 ° 21'N, 56 ° 04'E, repeated in the 1967, 1985, 1988 printings, and apparently referring to the third Dasht of the UBGN editions, but also differing in coordinate values. Goodwin's (1940) description of the type locality of *C. gmelini* is sufficiently precise to determine that the Dasht in question is the one whose coordinates are variously given as 37 ° 21'N, 56 ° 07'E (USBGN 1956); 37 ° 17'N, 56 ° 00'E (USBGN 1984), 37 ° 21'N, 56 ° 04'E (Times Atlas), or finally by Lay (1967) as

37 ° 19’N, 56 ° 01’E. The coordinate values I have accepted for Dasht as accurate are those given by Lay (1967), who had actually worked in the area, and who worked with older records as well.

It should be emphasized that locality data for museum specimens have an implicit degree of error. Early collectors were notoriously imprecise about where they obtained specimens, and it is not rare to come across a specimen label with “Western Kansas” or “Rocky Mountains” as the locality, or worse yet, “Pacific Ocean”. Determining the actual collection locality in these cases may take some detective work whereby the date of collection is matched with field notes, or other data. However, all locality positions are estimates of a point on the Earth’s surface and the precision of a position will affect what can be done with these data. Thus, a locality given as 37 ° 19.15’N, 56 ° 01.58’E is at least two orders of magnitude more precise than one given as 37 ° 19’N, 56 ° 01’E.

In other words, the first position describes a point accurate to about 100 m, while the second is accurate only to about 10 km. Geocoding a geographic name (e.g. Dasht) to a geographic position thus can introduce false precision. In some cases, as in plotting a large-scale distribution map, this will not make a significant difference in the final product; in other cases, as when associating species occurrences with ecological factors — some of which may be localized — it may make a great difference. Many GIS databases provide a field to indicate level of accuracy and precision of actual spatial resolution, and the Spatial Data Transfer Standards devote much attention to this matter (Fegeas et al. 1992). In the case of the conflicting geographic coordinates for Dasht, the issue is the accuracy of the coordinate values, but all four values were expressed to the same degree of precision, i.e., degrees and minutes. Precision of locality data is best indicated by the exactness of coordinate values: degrees only, degrees plus minutes, or degrees and minutes plus seconds, or by their decimal degree equivalents.

Many localities of occurrence are listed in the gazetteer series of the U.S. Board of Geographic Names, and the Geographic Names Information System, available through Internet in the USA; these are now available in digital format. Computer access to the gazetteer database should shorten the time necessary to acquire coordinates for listed localities, but only if they can be unambiguously identified. Unfortunately, in most countries there are towns with the same names, and this will complicate a computer search, as demonstrated above. In addition, specimen localities are not infrequently described in terms of a specified distance and compass direction from a town (e.g. 150 miles north of Kzyl Orda, Kazakhstan). It is possible to write a computer program to estimate such localities (D. Gourley, pers. comm.), and some sophisticated GIS systems now have such features, but at present most mapping is done “by hand.” Moreover, direction and distance are likely to be only approximate, thus introducing an error of unknown magnitude.

It is also possible to estimate coordinates by digitizing published maps (Hamacker & Koeppl 1984), as indicated above for the Middle Asian records of *C. suaveolens* (=*gmelini*). Present GIS systems such as Arc/Info have this capability, which depends upon also being able to digitize a series of reference coordinates on the map from which localities are to be geocoded. This is easily done when the longitude-latitude grid is also printed on the map (Figs. 1, 2), but more difficult and less accurate when longitude-latitude grid is absent (Figs 3, 4) or confined to the map margin (Fig. 5). Under these circumstances it is necessary to estimate the reference coordinates of several physical features of the map, such as a river juncture or mouth, a promontory or small island, or points along state or county boundaries.

Although data fields 1 through 5 are sufficient to map with some efficiency the distribution of a species from pre-existing records, much greater efficiency, accuracy and precision can be achieved by employing a Global Positioning System (GPS) receiver at the time specimens are collected. The GPS utilizes 24 satellites in earth orbit, each carrying up to four atomic clocks that are regularly re-synchronized. The GPS receiver interprets the timing signals from those satellites it can "hear", and by integrating the arrival times of the signals from several satellites can determine (geocode) latitude, longitude and altitude with an accuracy that depends on the number of signals "heard", atmospheric effects, and clock differences. For security reasons, the signal is deliberately degraded at present, but with precise base station data accompanied by preprocessing, the location of a "rover" GPS may be determined to less than 1 meter (Kleppner 1994).

Significantly, GPS precision is similar to that of the sensitivity of various earth-sensing satellites (LANDSAT, SPOT, etc.). It might be argued that such locational precision is not necessary, since locational data have traditionally been recorded only to the nearest mile or kilometer (or fraction thereof), and vertical position often only to the nearest 100 feet or meters (see examples above). However, remote sensing technology now is able to determine environmental conditions on the Earth's surface with much greater precision (5 meters resolution), and it may soon be possible routinely to interpret habitat parameters in the precise 10 meter diameter patch from which a particular specimen was obtained. This will be a powerful predictive tool for the basic sciences of ecology and biogeography, and for the practical science of biotic resource management.

Products

The product of the proposed specimen information database that has been emphasized so far is the highly accurate, computer plotted species distribution map. Given the precision of GPS, such maps can be plotted to a wide range of scales, from global down to quadrats a single hectare in extent, or transect lines a few hundred meters long.

Other equally useful products can easily be envisaged; a few examples follow.

a. Species checklists of political or biogeographic units, from small local areas to subcontinental extent, though the larger the unit, the more unwieldy the list, and the less useful.

b. Species co-occurrence within a local area, as an indicator of composition of ecological communities, and species habitat requirements.

c. Dispersion patterns of collecting localities, as a guide to identifying poorly sampled regions.

d. The degree to which species occurrences fall within reserve boundaries, as an indication of the adequacy of the reserves for maintaining species habitats.

e. Apparent changes in species occurrence through time, as a means of detecting local extirpation, range expansion, or possible competitive interaction.

f. Association of species occurrence (presence/absence, or qualitative/quantitative measures of abundance) with geographic data such as surface hydrography; terrain slope, aspect, and elevation; primary productivity; vegetation cover, and other remotely-sensed data.

g. Tests of species occurrence patterns predicted by gap analysis or predictive range mapping, by plotting specimen distribution against predicted occurrence.

This capability has already been achieved by the Environmental Resources Information Network (ERIN) of Australia. ERIN data, compiled from specimen information in all Australian herbaria and museums, are available on the Internet (Table 4), but a "new version of the World Wide Web will include an interactive forms interface that will produce a mapped distribution of individual species directly from the database" (Arthur D. Chapman, e-mail, 03/10/94).

Acknowledgements

I have benefitted from discussion with or comments from Dan Cole, Janet Gomon, Don Gourley, Richard Thorington, and Don Wilson of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, and Douglas Siegel-Causey, University of Nebraska, as well as the suggestions of an anonymous reviewer.

Zusammenfassung

Wissenschaftliche Information über Säugetiervorkommen ist von besonderer Bedeutung für die Forschung. Solange solche Daten nur auf den Etiketten der Fundstücke oder in Katalogen zu finden sind, bleiben sie schwer und und nur unter großem Zeitaufwand erreichbar. Es wird ein Forschungs-Informationssystem für Säugetiere vorgestellt, das die schrittweise Entwicklung einer computergestützten Datei beinhaltet, welche den Zugriff auf Funddaten erleichtert und ermöglicht, solche Daten mit anderen „Datenschichten" eines geographischen Informationssystems zu kombinieren. Das vorgeschlagene System wird an einigen Beispielen über paläarktische Säugetiere veranschaulicht. Verschiedene Schwierigkeiten werden diskutiert.

References

Barbour, R. W. & W. H. Davis (1974): Mammals of Kentucky. — The University Press of Kentucky, Lexington, xii + 322 pp.

Bobrinskii, N. A., B. A. Kuznetsov & A. P. Kuzyakin (1965): [Guide to the mammals of the USSR]. 2nd ed. — Proveshchenie, Moscow, 382 pp. (in Russian).

Burt, W. H. (1957): Mammals of the Great Lakes Region. — University of Michigan Press, Ann Arbor, xv + 246 pp.

Cai, G. Q. (1982): [Notes on birds and mammals in the region of sources of the Yangtze River]. — Acta Biologica Plateau Sinica 5: 135—149. (in Chinese).

Catzeflis, F., T. Maddalena, S. Hellwing & P. Vogel (1985): Unexpected findings on the taxonomic status of East Mediterranean *Crocidura russula* auct. (Mammalia, Insectivora). — Z. Säugetierk. 50: 185—201.

Chang, C. & T. Y. Wang (1963): [Faunistic studies of mammals of the Chingai province]. — Acta Zool. Sin. 15: 125—138. (in Chinese).

Corbet, G. B. & J. E. Hill (1991): A world list of mammalian species, 3rd ed. — Oxford Univ. Press, viii+243 pp.

Dangermond, J. (1993): GIS systems and data management for global data sets in natural resources. — Pp. 17—20, in: Natural Resources and Environmental Issues, II, A. Falconer, ed., vii+87 pp.

Davis, W. B. (1939): The Recent mammals of Idaho. — Caxton Print., Ltd., Caldwell, ID, 400 pp.

Fegeas, R. G., J. L. Cascio & R. A. Lazar (1992): An overview of FIPS 173, the spatial data transfer standard. — Cartography and Geographic Information Systems, Special Issue: Implementing the spatial data transfer standard, 19(5): 1—26.

Goodwin, G. G. (1940): Mammals collected by the Legendre 1938 Iran expedition. — Am. Mus. Novit. No. 1082: 1—17.

Hall, E. R. (1981): The Mammals of North America. Vol. 1, 2nd ed. — John Wiley & Sons, New York, xv+600+90 pp.

Hamaker, C. & J. W. Koeppl (1984): Estimation of the latitude and longitude coordinates of points on maps. — Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas No. 108, 9 pp.

Hamilton, W. J., Jr. (1943): The Mammals of Eastern United States. — Comstock Publishing Co., Ithaca, N.Y., 432 pp.

Harrison, D. L. & P. J. J. Bates (1991): The mammals of Arabia. 2nd ed. — Harrison Zoological Museum, Sevenoaks, Kent, England, xv+354 pp.

Hassinger, J. D. (1973): A survey of the mammals of Afghanistan resulting from the 1965 Street Expedition (excluding bats). — Fieldiana: Zoology 60: 1—95.

Hoffmann, R. S. (1993): Expanding use of collections for education and research. — Pp. 51-62 in: C. L. Rose, S. L. Williams & J. Gisbert, eds., Current issues, initiatives, and future directions for the preservation and conservation of natural history collections. Madrid, xxviii+439 pp.

Hoffmann, R. S. (1996): Noteworthy shrews and voles from the Xizang-Qinghai Plateau. — Spec. Publ. Texas Tech Univ. (in press).

Hutterer, R. (1993): Order Insectivora. — Pp. 69—130 in: Mammal Species of the World, 2nd ed., D. E. Wilson & D. M. Reeder, eds. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., xviii+1206 pp.

Hutterer, R. & D. L. Harrison (1988): A new look at the shrews (Soricidae) of Arabia. — Bonn. zool. Beitr. 39: 59—72.

Kleppner, D. (1994): Where I stand. — Physics Today, January: 9—10.

Lay, D. M. (1967): A study of the mammals of Iran. — Fieldiana: Zoology 54: 1—282.

Lindsey, D. M. (1960): Mammals of Ripley and Jefferson counties, Indiana. — J. Mammal. 41: 253—262.

Lyon, M. W., Jr. (1936): Mammals of Indiana. — Amer. Midl. Nat. 17: 1—384.

McLaren, S. B. & J. K. Braun (1993): GIS applications in mammalogy. — Spec. Publ. Oklahoma Mus. Nat. Hist., Norman, OK, iv+41 pp.

Miller, S. (1994): Biological collections databases available on Internet. — ASC Newsletter 22 (4): 57.

Mumford, R. E. & J. O. Whitaker, Jr. (1982): Mammals of Indiana. — Indiana Univ. Press, Bloomington, xix+537 pp.

Pallas, P. S. (1811): Zoographia Rosso-asiatica, sistens omnia animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus Maribus. — Petropoli in officina Caes. academiae scientiarum. Vol. 1, 568 pp.

Roberts, T. J. (1977): The mammals of Pakistan. — E. Benn Ltd., London, xxvi+361 pp.

Sokolov, V. E. (1984): A dictionary of animal names in five languages. — "Russkii Yazyk," Moscow, 351 pp.

The Times Atlas of the World (1959): J. Bartholomew, ed., Vol. II, South-West Asia and Russia. — Houghton Mifflin, Boston, 48 pl.+51 pp.

Thomas, O. (1920): A new shrew and two foxes from Asia Minor and Palestine. — Ann. Mag. nat. Hist. 9 (5): 119—122.

U. S. Board on Geographic Names. N[ational] I[ntelligence] S[urvey] Gazetteer. (1956): Iran. — Central Intelligence Agency, Washington, DC., iv+578 pp. Second edition (1984): Gazetteer of Iran, Vol. I (A-J) — Defence Mapping Agency, Washington, DC, xxiii+794 pp.

Zheng, C. L. & S. Wang (1980): [On the taxonomic status of Pitymys leucurus Blyth]. — Acta zootax. Sinica 5: 106-112 (in Chinese).

Zhonghua Renmin Gongheguo. Feng Sheng Dituji (Hanyu Pinyinban) (1983): Ditu Chubanshe, Zhongguo, Beijing, 313 pp.

Dr. Robert S. Hoffmann, Acting Director, National Air and Space Museum, MRC 310, Smithsonian Institution, Washington, DC 20560, U.S.A.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 33—57	Bonn, Juni 1996

Die Zahl der Schmelzschichten in den Inzisiven bei den Lagomorpha und ihre systematische Bedeutung

Wighart v. Koenigswald

Abstract. The incisor enamel distinguishes the lagomorph families Ochotonidae and Leporidae (Leporinae, Archaeolaginae, and Paleolaginae). The one-layered enamel found in leporids is contrasted by a multi-layered enamel in ochotonids. This observation falsifies the often cited statement that incisor enamel in Lagomorpha is always one-layered and a two-layered enamel is typical only for Rodentia. The number of layers, however, is of little significance unless the enamel types composing the schmelzmuster are identified. The position of the enamel types within the multi-layered schmelzmuster differs between Ochotonidae and Rodentia. The schmelzmuster of leporids and ochotonids can be traced back into the Eocene. The number of layers within the schmelzmuster is discussed based on a comparison with the evolution of enamel in other mammals. The one-layered enamel of the leporids including *Lepus* is regarded as more derived than the multi-layered enamel in ochotonids (and Rodentia).

Key words. Lagomorpha, Rodentia, enamel structure, systematics.

Einleitung

Der Schmelz der Inzisiven von Rodentia und Lagomorpha ist zwar ein klassisches Forschungsobjekt (Tomes 1850, Korvenkontio 1934), aber dennoch ist das Potential für phylogenetische und biomechanische Interpretationen noch lange nicht ausgeschöpft. Einerseits werden bei einzelnen Nagetiergruppen immer noch neue Modifikationen des Grundbauplanes festgestellt (Wahlert & Koenigswald 1985, Koenigswald 1990, 1993; Martin 1992), andererseits ist man stellenweise bei der bisherigen phylogenetischen Ausdeutung dieses Merkmalkomplexes von einer falschen Lesrichtung ausgegangen. Das gilt besonders für die Zahl der Schichten im Schmelz der Inzisiven, die hier ausführlich diskutiert wird. Die klassische Annahme, daß dem (abgeleiteten) zweischichtigen Schmelz bei den Rodentia ein (primitiver) einschichtiger Schmelz bei den Hasen gegenübersteht, ist nämlich nach hier vorgelegten Beobachtungen an Ochotoniden unzutreffend, und die weithin angenommene — und zunächst logisch erscheinende — Polarität der Entwicklungsrichtung, nämlich von einschichtig zu mehrschichtig (Hartenberger 1985, Flynn 1994) erweist sich als revisionsbedürftig, weil die beteiligten Schmelztypen nicht berücksichtigt wurden.

Die Zahl der Schmelzschichten spielt eine besondere Rolle bei der Diskussion der verwandtschaftlichen Verhältnisse zwischen den Lagomorpha und den Rodentia sowie deren Beziehungen zu den Mixodontia des Alttertiärs. Diese Arbeit zeigt, daß zwar die Zählung der Schmelzschichten allein unzureichend ist, aber zusammen mit einer Bestimmung der beteiligten Schmelztypen durchaus zuverlässig Unterschiede und verwandtschaftliche Beziehungen deutlich werden läßt.

Material und Methoden

Der besondere Vorteil bei der Analyse des Zahnschmelzes als Baumaterial ist, daß es an fossilem wie rezentem Material in gleicher Weise untersucht werden kann. Diagenetische Veränderungen sind auch über Millionen von Jahren meist sehr gering und, wenn sie auftreten, gut erkennbar. Diese Studie greift auf Untersuchungen von zahlreichen Schmelzproben aus dem Gesamtbereich der Mammalia zurück, die großenteils bereits an anderen Stellen publiziert wurden (z. B. Koenigswald 1980, 1993, 1994). Hier werden deswegen nur die untersuchten Materialien der rezenten und fossilen Lagomorpha angeführt. (Koe 000) bezeichnet die Nummern aus der Schmelzsammlung im Institut für Paläontologie der Universität Bonn, die den Beobachtungen zugrunde liegen.

Ochotonidae
Ochotona ater, rezent, keine Sammeldaten, ded. H. Moeller (Koe 645)
Ochotona collaris, rezent, Fairbanks, Alaska, ded. D. Guthrie (Koe 1988, 1989) [Abb. 2]
Ochotona princeps, rezent, Colorado (Koe 1644)
Ochotona pusilla, Jung-Pleistozän, Ranis, Thüringen (Koe 1415) [Abb. 1, 5]
Lagopsis sp., Miozän, Burgmagerbein 4, Süddeutschland, ded. K. Heißig (Koe 85)
Prolagus oeningensis, Unter-Miozän (MN 6), La Grive M, Frankreich (Koe 1060) [Abb. 3, 4, 17]
Prolagus sardus, Pleistozän, Mte S. Giovanni, Sardinien, ded. D. Torre (Koe 1441) [Abb. 6, 7, 8, 9]
Piezodus sp., Unter-Miozän, Gannat 03, Frankreich, ded. M. Hugeney (Koe 1416)
Titanomys sp., Unter-Miozän (MN 2), Poncenat, Frankreich, ded. M. Hugeney (Koe 1417)
Lagomorpha indet., Mittel-Eozän, Split Rock, S 36, T 29 N, B 90 W, Fremont Co., Wyoming, CM 15861 ded. M. Dawson (Koe 1650)

Leporidae
Lepus europaeus, rezent, Unterschmeien, Süddeutschland (Koe 30 und Koe 1004) [Abb. 10, 11, 12, 13]
Oryctolagus cunicilus, rezent, Montaigue le Blin, Frankreich (Koe 1061) [Abb. 18]
Hypolagus brachygnathus, Pliozän (MN 16), Rebielice 1, Polen, ded. K.Kowalski (Koe 1062)
Palaeolagus burkei, Oligozän (Late Orellan), Cook Ranch Local Fauna, ded. M. Dawson (Koe 1640)
Paleolagus hemirhizus, Oligozän (Early Orellan), Douglas, Wyoming, ded. M. Dawson (Koe 1645)
Palaeolagus sp., Oligozän (Orellan), Toadstool Badlands, Nebraska, ded. K. Hirsch (Koe 668) [Abb. 14]
Megalagus cf. *turgidus*, Oligozän (Late Orellan), Cook Ranch Local Fauna, ded. M. Dawson (Koe 1641)
Tachylagus ? sp., Ober-Eozän (Late Duchesnean), Diamant O Ranch, Montana, ded. J. Storr (Koe 1647) [Abb. 15]
Mytonolagus petersoni, Eozän (Uintan), Badwater locality 6, Wyoming, ded. M. Dawson (Koe 1646)
Mytonolagus sp. (near *petersoni*), Eozän (Uintan), Badwater locality 6, Wyoming, CM 16845 (in part), ded. M. Dawson (Koe 1445) [Abb. 16]
Lagomorpha indet., Unter-Miozän, Devon Field, ded. M. Dawson (Koe 1643).

Die Methode der Schmelzanalyse ist mehrfach beschrieben worden (Koenigswald 1980, 1993, Koenigswald et al. 1994, Martin 1992). Hier sei nur zusammengefaßt, daß das in Kunststoff eingegossene Zahnmaterial möglichst in allen drei Hauptrichtungen angeschliffen wird, um ein räumliches Bild der Strukturen zu gewinnen. Durch kurzes Anätzen werden die Schmelzprismen von der Interprismatischen Matrix differenziert. Die Beobachtung erfolgt am Auflichtmikroskop, besonders im Dunkelfeld sowie am Rasterelektronenmikroskop.

An wichtigen Begriffen und Abkürzungen, die bei der Schmelzbeschreibung immer wieder benutzt werden, seien hier angeführt:

Prismen: gebündelte Hydroxyapatitkristallite, kennzeichnend für den Säugetierschmelz

Interprismatische Matrix (IPM): gerichtete, aber nicht gebündelte Kristallite zwischen den Prismen

Schmelztypen: Schmelzbereiche mit einheitlicher Prismenanordnung

Schmelzmuster: räumliche Anordnung einer oder mehrerer Schmelztypen im Zahn

radialer Schmelz: Schmelztyp mit parallel angeordneten Prismen, die radial und okkusal ansteigen

tangentialer Schmelz: Schmelztyp mit parallel angeordeneten Prismen, die senkrecht zur Wachstumsrichtung des Zahnes stehen

Hunter-Schreger-Bänder (HSB): Schmelztyp mit Lagen von Prismen, die sich in einem mehr oder weniger großen Winkel überkreuzen

Inklination: Winkel zwischen den Prismen und dem Lot auf der Schmelz-Dentin-Grenze (EDJ)

PLEX: prismenlose Außenschicht

Portio interna (PI): innere Schmelzschicht in den Inzisiven der Rodentia

Portio externa (PE): äußere Schmelzschicht in den Inzisiven der Rodentia.

Nach Koenigswald et al. (1994) wird zwischen Schichten und Zonen im Schmelzmuster unterschieden. Schichten zeigen eine scharfe Abgrenzung, Zonen eine unscharfe. Bei der Zählung der Lagen wird hier auch von ein- bzw. zweischichtig gesprochen, wenn es sich nur um Zonen handelt.

Befunde

Da sich die Schmelzmuster der verschiedenen Zähne eines Gebisses auf der Ebene der Dentition erheblich unterscheiden können (Koenigswald & Clemens 1992), werden hier untere und obere Inzisiven getrennt beschrieben und Anmerkungen zu den Molaren/Prämolaren angefügt.

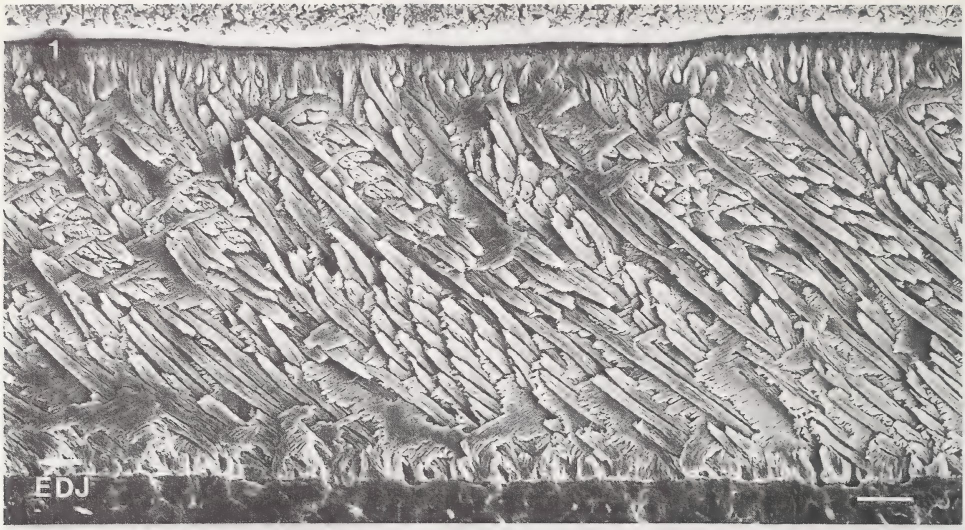
Ochotonidae

Der untere Schneidezahn

Ochotona pusilla, *princeps* und *collaris* zeigen in den unteren Schneidezähnen ein mehrschichtiges Schmelzmuster, das nur aus der kombinierten Betrachtung von Längs- und Querschnitten verständlich wird (Abb. 1 und 2). Im Querschnitt fällt zunächst eine breite Innenschicht auf, deren Prismen in radialen Reihen angeordnet sind. *Ochotona* zeigt noch eine dünne Außenschicht, in der sich Prismen und IPM kauflächenparallel überkreuzen.

Im Längsschnitt zeigt die breite Innenschicht eine Differenzierung in zwei etwa gleichdicke Zonen. Innen liegt ein echter radialer Schmelz, in dem die IPM in Platten im rechten Winkel zu den ansteigenden Prismen absinkt. Ohne scharfe Grenze setzen in der Mitte der Innenschicht schwach ausgebildete HSB ein. Sie zeigen die gleiche Inklination wie die Prismen des radialen Schmelzes, weisen aber nur eine schwache Prismenüberkreuzung auf. Deswegen sind die HSB im Querschnitt fast nicht zu erkennen. Im Längsschnitt sind diese HSB aber besonders bei streifendem Auflicht, in dem auch geringe Winkelunterschiede sichtbar werden, gut zu erkennen. Im tangentialen Anschliff wird die transversale Ausrichtung der HSB sichtbar. Die Bänder sind wenig scharf voneinander abgegrenzt und meist dünner als jene von *Lepus*.

Die äußere Schicht ist bei *Ochotona* im Querschnitt gut sichtbar, weil sich die Prismen mit einer dicken IPM überkreuzen. Es handelt sich nicht um HSB, weil die Prismen alle parallel ausgerichtet sind und sich nicht überkreuzen. Da die Prismen parallel zur Kaufläche liegen, muß dieser Streifen als tangentialer Schmelz bezeichnet werden. Er ist aber nur relativ schmal und geht nach außen in eine prismenlose Außenschicht, die PLEX („prismless external enamel"), über.



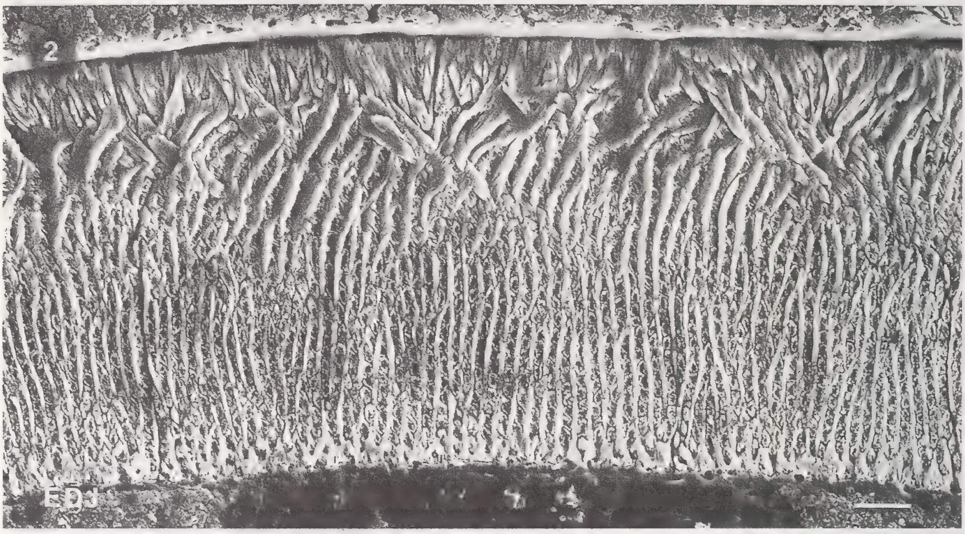
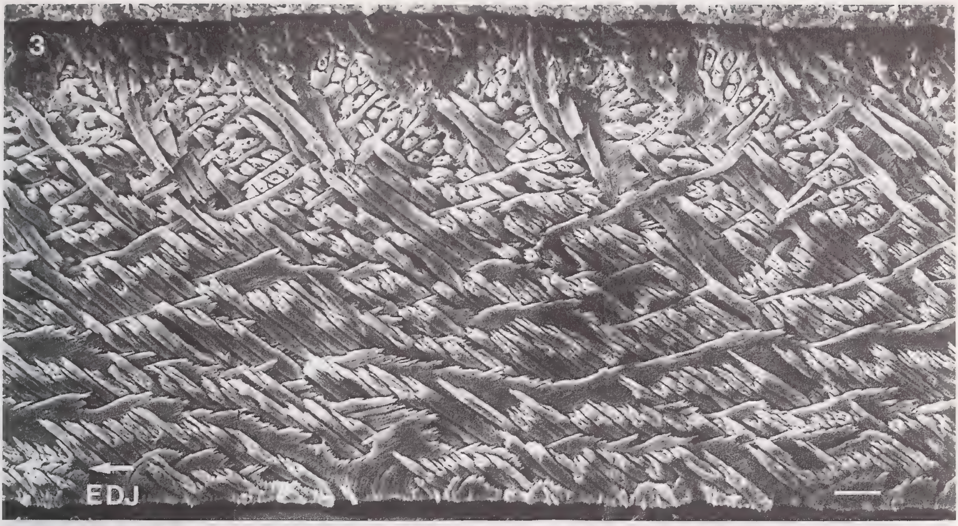


Abb. 1: *Ochotona pusilla*. Längsschnitt durch den unteren Inzisiv. Okklusalkante links. Schmelz-Dentin-Grenze (EDJ) unten. Ohne scharfe Grenze liegen über einer Zone von radialem Schmelz mäßig gut ausgebildete Hunter-Schreger- Bänder. Außen ist eine dünne Zone von tangentialem Schmelz sichtbar, die im Querschnitt (Abb. 2) deutlicher hervortritt (Koe 1415, 28869-72; Länge des Balkens 10 μm; EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze; der Pfeil weist in Richtung der Kaufläche).

Abb. 2: *Ochotona collaris*. Querschnitt durch den untern Inzisiv. Über der EDJ (unten) liegt ein radialer Schmelz, in dem die IPM radiale Platten zwischen den Prismenreihen bildet. Nur ganz schwach sind im radialen Schmelz die HSB zu erkennen. Außen liegt radialer Schmelz, in dem sich die Prismen mit der Interprismatischen Matrix (IPM) überkreuzen (Koe 1748, 28859-61; Länge des Balkens 10 μm).



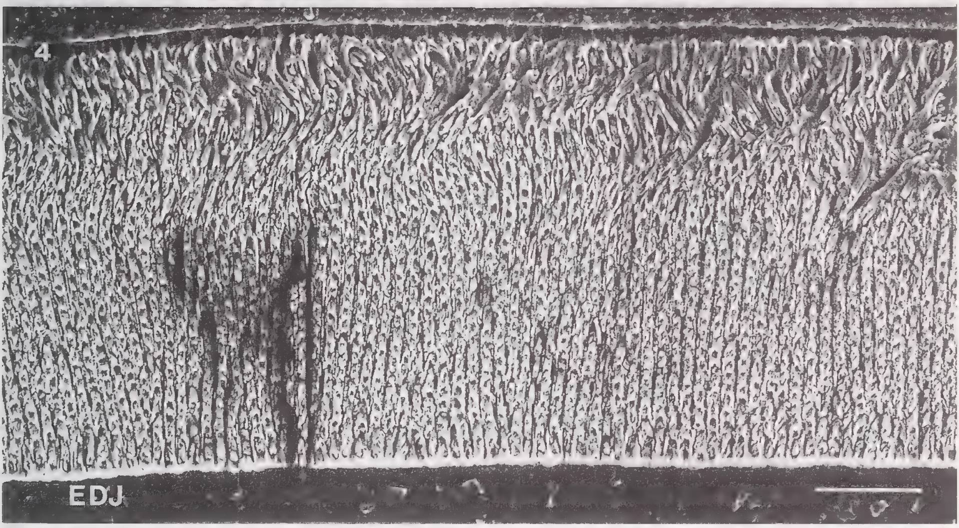


Abb. 3: *Prolagus oeningensis*. Längsschnitt durch den I inf. mit einem dicken radialen Schmelz innen und HSB außen. Im radialen Schmelz sind die IPM-Platten gut sichtbar (Koe 1060, 29344-46; Länge des Balkens 10 μm; EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze; der Pfeil weist in Richtung der Kaufläche).

Abb. 4: *Prolagus oeningensis*. Querschnitt durch den I inf. Im radialen Schmelz sind die IPM-Platten sichtbar und die HSB in der äußeren Zone (Koe 1060, 29353-55; Länge des Balkens 30 μm).

Piezodus sp. und *Titanomys* sp. aus dem Unter-Miozän zeigen in den unteren Schneidezähnen einen mehrschichtigen Schmelz mit radialem Schmelz innen, darüber eine etwa gleichdicke Schicht mit schwach ausgebildeten HSB und einem dünnen tangentialen Schmelz außen, wie er bei *Ochotona* beobachtet wurde.

Bei *Prolagus oeningensis* besitzt der untere Schneidezahn einen zweischichtigen Schmelz, wie der Längsschliff zeigt (Abb. 3). Auf der Innenseite liegt ein radialer Schmelz mit gut ausgebildeten IPM-Platten, der etwa in der halben Schmelzdicke in dicke HSB übergeht. Im Querschnitt überwiegt das Bild des radialen Schmelzes (Abb. 4), weil die HSB wegen ihrer starken Inklination, besonders bei schwacher Prismenüberkreuzung, schwer zu erkennen sind. Nur im äußersten Drittel der Schmelzdicke sind die HSB im Querschnitt gut sichtbar, zum mesialen wie lateralen Rand wird die Zone mit HSB allerdings breiter. Eine Außenschicht aus tangentialem Schmelz, wie sie bei *Ochotona* beobachtet wurde, scheint bei *Prolagus* nur ganz dünn ausgebildet zu sein oder ganz zu fehlen.

Der untere Schneidezahn von *Lagopsis* sp. zeigt einen deutlich zweischichtigen Schmelz mit radialem Schmelz innen und HSB außen.

Die oberen Schneidezähne

Bei *Ochotona* zeigt der große Schneidezahn des Oberkiefers, der I^2 (Abb. 5), in der breiten Innenzone einen radialen Schmelz, dessen Prismen in radialen Reihen zwischen IPM-Platten angeordnet sind. Stellenweise ist ein leichtes seitliches Abweichen aus der strengen radialen Richtung sichtbar. Dabei handelt es sich aber nicht um HSB (wie in den unteren Inzisiven) sondern um eine Tendenz, in der Innenzone einen tangentialen Schmelz zu bilden. Gegen den Außenrand hin ist eine Zone aus tangentialem Schmelz abgesetzt. Die Prismen knicken parallel zur Okklusalfläche ab und werden von der IPM, nicht aber von anderen Prismen, überkreuzt. Regelmäßig kann in einem speziellen Bereich, nämlich auf der mesialen Seite der tiefen Mittelrinne, eine Verdickung des äußeren tangentialen Schmelzes beobachtet werden, die bei *Ochotona* bis zur Hälfte der Schmelzdicke erreichen kann.

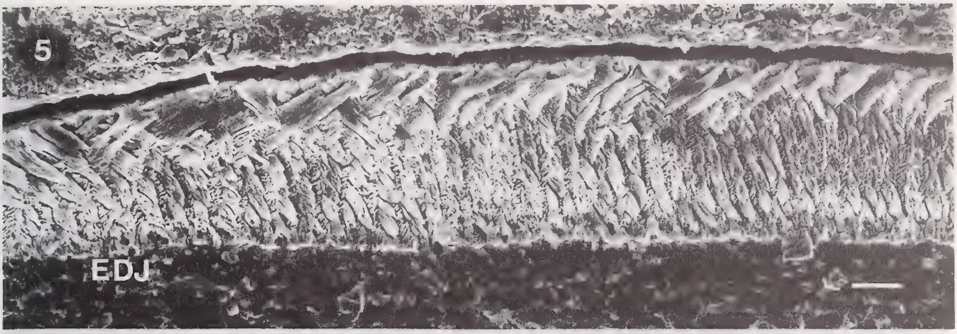
Der kleine Schneidezahn (I^3) zeigt an der Außenseite ebenfalls eine dünne Schmelzauflage, die durchgehend von radialem Schmelz gebildet wird. Hier stehen die Prismen ebenso in radialen Reihen von der IPM getrennt wie in der Innenzone der I^2.

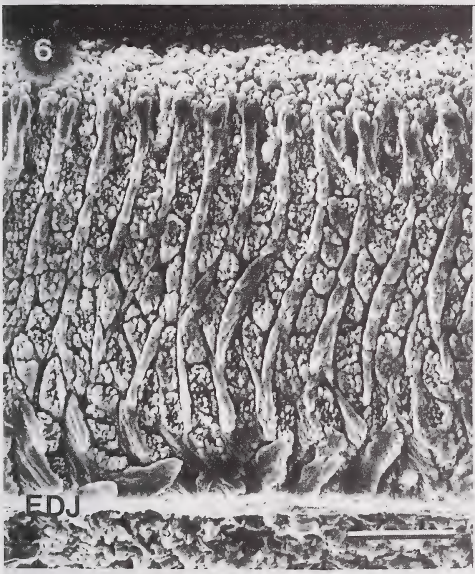
Bei *Piezodus* sp. und *Tintanomys* sp. ist der Schmelz der oberen Schneidezähne sehr dünn (etwa 20 μ) und besteht vorwiegend aus radialem Schmelz. Der tangentiale Schmelz in der Außenzone konnte bei dem sehr begrenzten Untersuchungsmaterial nur stellenweise erfaßt werden. Damit stimmen diese beiden Gattungen grundsätzlich mit *Ochotona* überein.

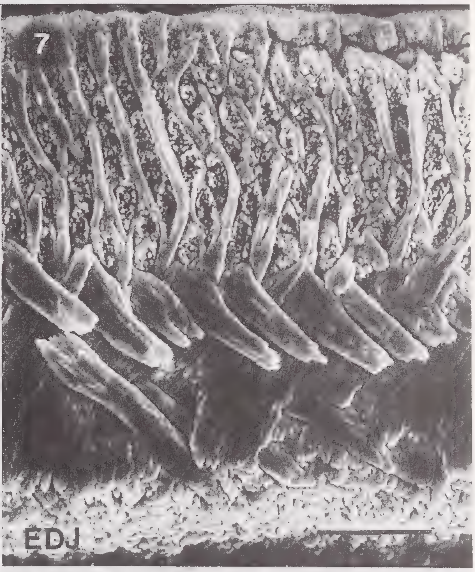
Bei *Prolagus sardus* ist das Schmelzmuster der oberen Inzisiven wesentlich differenzierter. Der Schmelz ist mit maximal 50 μ auch deutlich dicker. Das Schmelzmuster zeigt besonders in der lateralen Erstreckung des Schmelzbandes deutliche Unter-

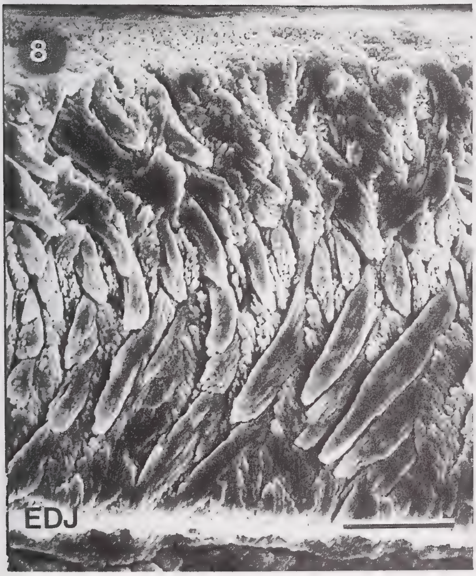
Abb. 5: *Ochotona pusilla*. Querschnitt durch den oberen Schneidezahn mit radialem Schmelz innen und tangentialem Schmelz außen. Die Verteilung der Schmelztypen wechselt im oberen Schneidezahn über die Länge des Schmelzbandes (Koe 1415, 29099-100; Länge des Balkens 10 μm; EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze).

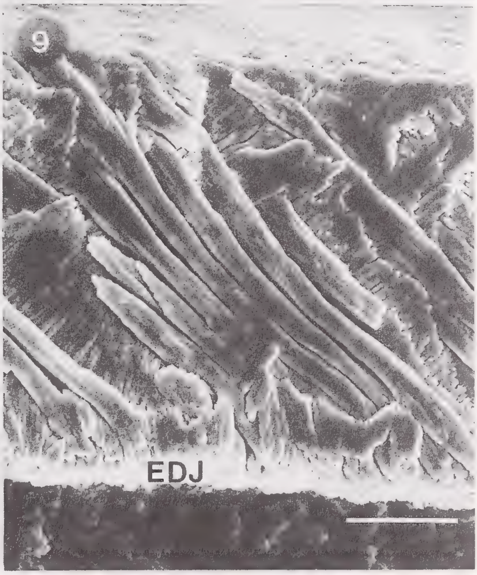
Abb. 6—9: *Prolagus sardus*. Verschiedene Schmelzbandabschnitte des I sup. im Querschnitt. 6: Die ganze Schmelzdicke wird von radialem Schmelz gebildet (Koe 1441, 29092). 7: Über tangentialem Schmelz liegt radialer Schmelz (Koe 1441, 29093). 8: Zwischen einem inneren und einem äußeren tangentialen Schmelz liegt ein schmaler Streifen von radialem Schmelz (Koe 1441, 29096). 9: Die ganze Dicke des Schmelzbandes wird von (dem äußeren) tangentialen Schmelz eingenommen (Koe 1441, 29094; Länge der Balken 10 μm).


5
EDJ


6
EDJ


7
EDJ


8
EDJ


9
EDJ

schiede. In kurzen Abschnitten wird die gesamte Dicke des Schmelzbandes ausschließlich von radialem Schmelz (Abb. 6) gebildet. Häufig wird der radiale Schmelz allerdings von einer etwa ebenso dicken Innenschicht aus tangentialem Schmelz unterlagert (Abb. 7). An der mesialen Seite der Mittelfurche, wo auch bei *Ochotona* der äußere tangentiale Schmelz verbreitert ist, nimmt bei *P. sardus* der äußere tangentiale Schmelz die ganze Schmelzbanddicke ein (Abb. 8). Dazwischen kommt es in einem begrenzten Bereich zu einem dreischichtigen Schmelzbandabschnitt mit innerem tangentialen Schmelz, einem schmalen Streifen von radialem Schmelz und einem äußeren tangentialen Schmelz (Abb. 9). Die Zahl der Schichten wechselt also in den oberen Schneidezähnen mehrfach und wird von unterschiedlichen Schmelztypen gebildet. Diese Unterschiede treten nicht zufällig, sondern an topographisch definierbaren Stellen auf.

Mehrere Längschnitte durch *Prolagus oeningensis* haben radialen und tangentialen Schmelz gezeigt. Regelmäßige HSB sind in den oberen Inzisiven nirgends angetroffen worden, nur in sehr großen Abständen sind stellenweise nahe der Außenkante Bereiche mit leicht verstellten Prismen erkennbar.

Prämolaren und Molaren der Ochotoniden

Das Schmelzmuster der Molaren und Prämolaren ist bei *Ochotona* und *Prolagus* zweischichtig (Abb. 17). Stellenweise ist der Schmelz allerdings stark ausgedünnt und zeigt dann nur die innere Schicht. Die innere Schicht besteht aus einem radialen Schmelz, dessen Prismen in radialen Reihen mit dazwischen liegenden IPM-Platten angeordnet sind. Mit einer deutlichen Grenze abgesetzt, bildet ein irregulärer Schmelz die äußere Schicht. Enge Prismenbündel überkreuzen sich in verschiedenen Richtungen (Koenigswald & Clemens 1992). Mazza & Zafonte (1987) beschrieben den zweischichtigen Schmelz der Molaren von *Prolagus*, bezeichneten aber den irregulären Schmelz inkorrekterweise als Lamellenschmelz. Eine Verwechslung kann zwar im Querschliff erfolgen, aber im tangentialen Anschliff wird der Unterschied zwischen den beiden Schmelztypen deutlich.

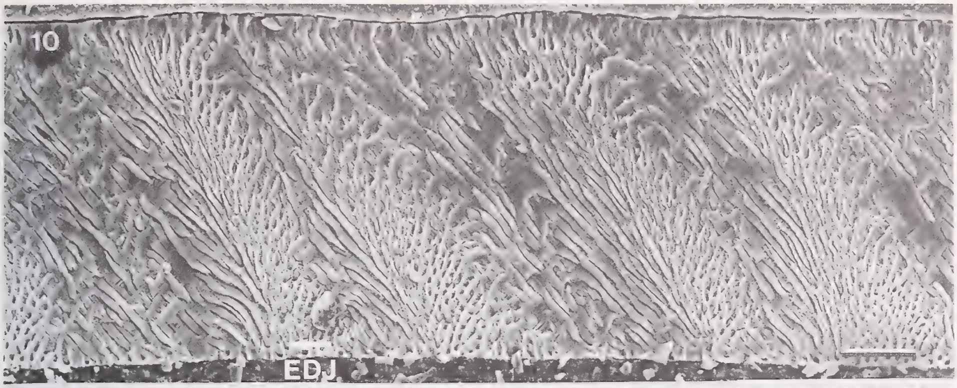
Die Lagomorpha

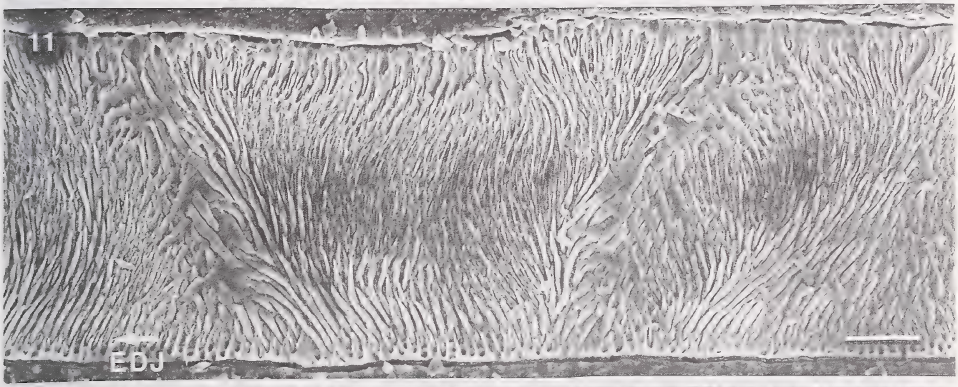
Der untere Schneidezahn

Bei *Lepus europaeus* hat der untere Schneidezahn einen einschichtigen Schmelz, der in seiner ganzen Dicke von HSB gebildet wird (Abb. 10 und 11). Die HSB zeigen im Längsschnitt eine starke Inklination nach okklusal hin. Die Dicke der Bänder ist größer als bei allen Nagetieren und erscheint in den meisten Schliffen unregelmäßig, weil breite Übergangszonen jeweils dem einen oder anderen Band optisch zugerechnet werden. Die weitgehend transversale Ausrichtung der HSB wurde im tangentialen Schliff überprüft. Die regelmäßige Aufspaltung der HSB führt stellenweise zu Unregelmäßigkeiten. Da die längeren Querachsen der Prismen in den Bändern etwas gegensinnig geneigt sind, erscheint in tangentialen Anschliffen eine Wellenstruktur (Abb. 13), die Korvenkontio (1934) hervorgehoben hat.

Oryctolagus cuniculus zeigt wie *Lepus* durchgehende HSB in einem einschichtigen Schmelz. Bei *Hypolagus brachygnathus* durchdringen die transversal angeordneten HSB ebenfalls die ganze Schmelzdicke des unteren Inzisiven.

Mehrere untere Schneidezähne von *Palaeolagus* und *Megalagus* zeigen nur einen





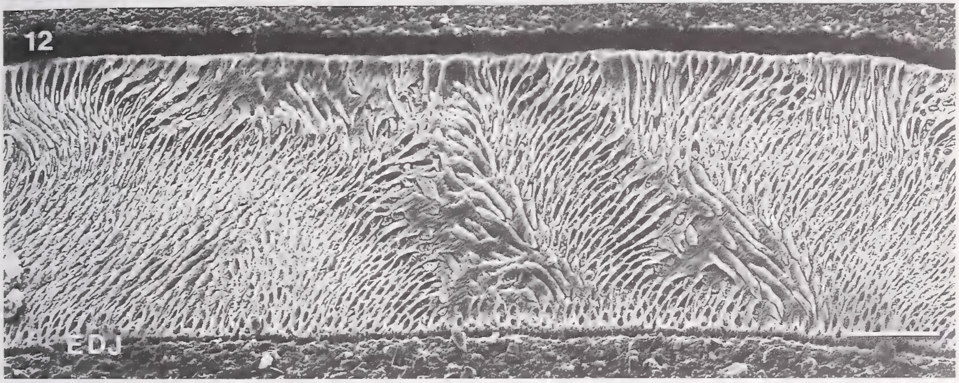


Abb. 10: *Lepus europaeus*. Längsschnitt durch den unteren Schneidezahn. Dicke Hunter-Schreger-Bänder durchziehen die Dicke des Schmelzbandes, sie haben eine starke Inklination zur Kaukante hin (Koe 30, 06522-24; Länge des Balkens 30 μm; EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze; der Pfeil weist in Richtung der Kaufläche).

Abb. 11: *Lepus europaeus*. Querschnitt durch einen I inf. Da die HSB nicht streng transversal angeordent sind, schneiden sie auch den Querschnitt (Koe 30, 06505-07; Länge des Balkens 30 μm).

Abb. 12: *Lepus europaeus*. Querschnitt durch den Schmelz des oberen Inzisiven. HSB durchdringen den Schmelz in seiner ganzen Dicke (Koe 30, 29362-64; Länge des Balkens 30 μm).

13

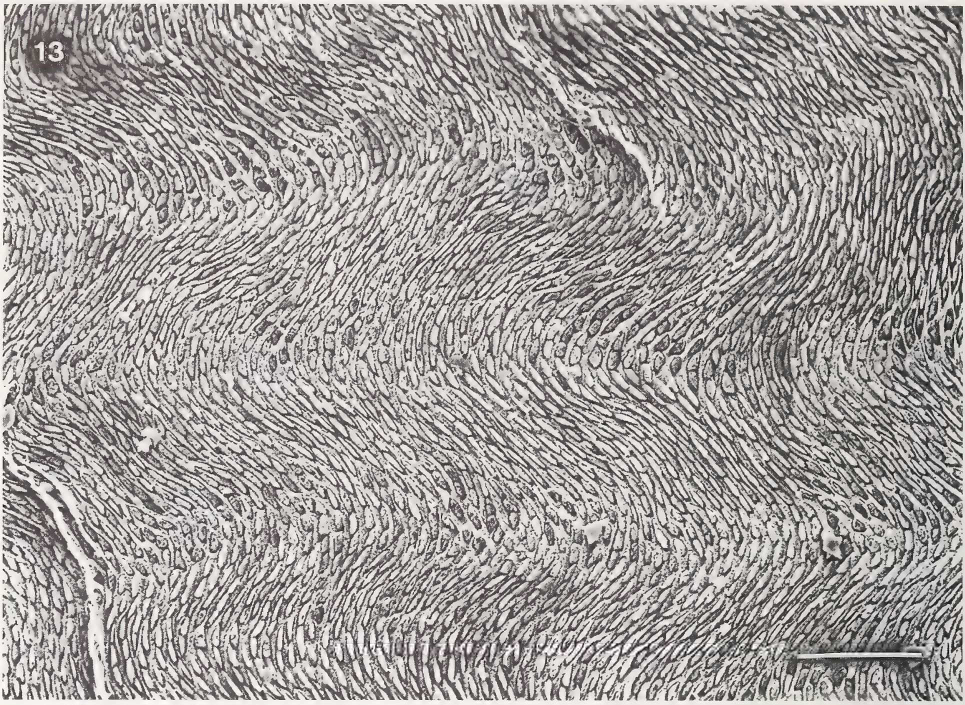


Abb. 13: *Lepus europaeus*. Im tangentialen Schliff durch den einschichtigen Schmelz des unteren Schneidezahnes erscheint das Wellenmuster, das durch die Schrägstellung der Prismen und die plattige IPM hervorgerufen wird. Die transversalen HSB liegen quer im Bild (Koe 30, 06521; Länge des Balkens 30 μm).

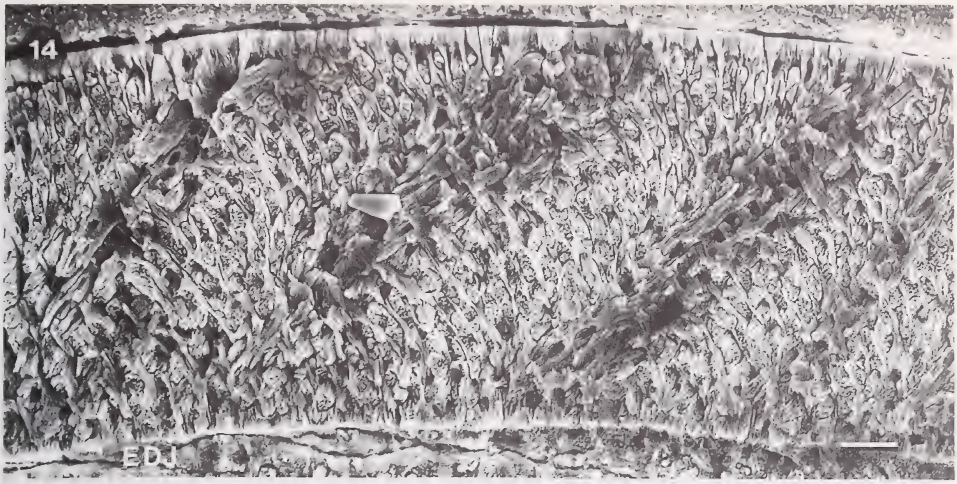
einschichtigen Schmelz mit durchgehenden HSB (Abb. 14). Der untere Schneidezahn eines unbestimmten Lagomorphen aus dem Unter-Miozän von Devon Field zeigt das *Lepus*-Schmelzmuster. Auch der Schmelz eines unteren Schneidezahnes, der mit großer Wahrscheinlichkeit der Gattung *Tachylagus* zugeordnet wird, zeigt in seiner ganzen Dicke durchgehende HSB (Abb. 15) und besitzt damit ebenfalls das *Lepus*-Schmelzmuster.

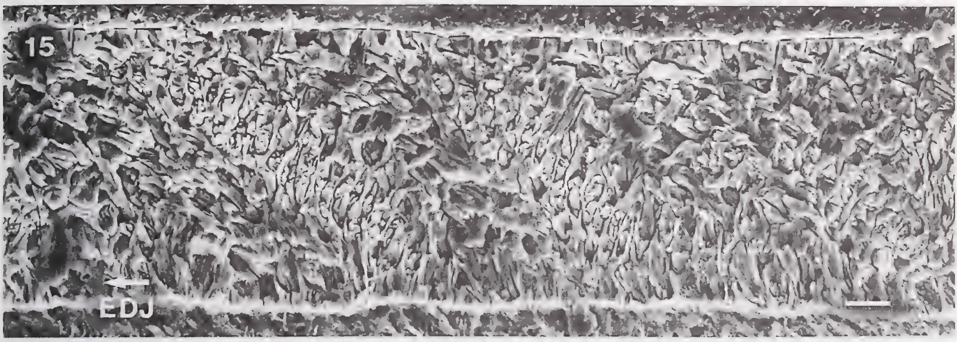
Von *Mytonolagus* sp. aus dem mittleren Eozän konnte ein unterer Schneidezahn, allerdings nur im Querschnitt, studiert werden. In diesem Schnitt sind HSB deutlich sichtbar, die transversal ausgerichtet sind und deutlich inkliniert stehen. Im oberen Inzisiv konnten ebenfalls durchgehende HSB beobachtet werden.

Die oberen Schneidezähne

Beide oberen Schneidezähen wurden bei *Lepus europaeus* und *Oryctolagus cuniculus* untersucht. Der große I^2 zeigt trotz seiner abweichenden Morphologie das gleiche Schmelzmuster wie der untere I mit durchgehenden inklinierten HSB (Abb. 12). Die transversale Ordnung der HSB geht im seitlichen Bereich verloren, so daß stellenweise eine irreguläre Überkreuzung von Prismenbündeln auftritt.

Der stiftförmige I^3 von *Lepus europaeus* besitzt auf zwei Seiten einen sehr dünnen Schmelz von etwa 25 μ Dicke. Der Schmelz wird nur von radialem Schmelz, in dem





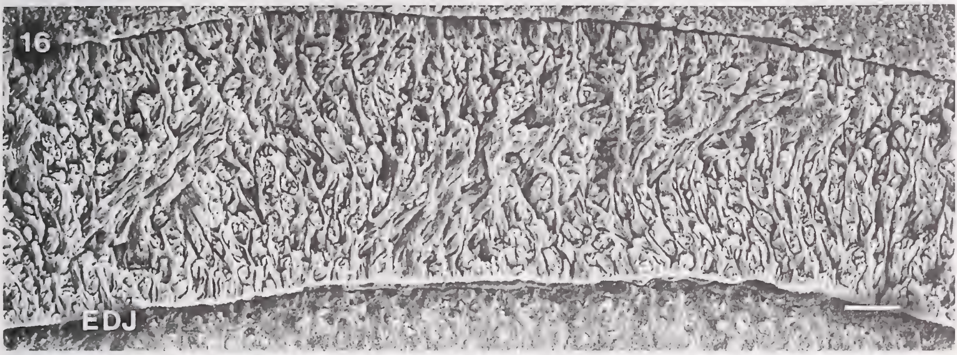


Abb. 14: *Palaeolagus* sp. Querschnitt durch den I inf. mit durchgehenden HSB. (Koe 668, 28850-52; Länge des Balkens 10 µm; EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze).

Abb. 15: ?*Tachylagus* sp. Längsschnitt durch den I inf. (Koe 1647, 21577-79; Länge des Balkens 10 µm; der Pfeil weist in Richtung der Kaufläche).

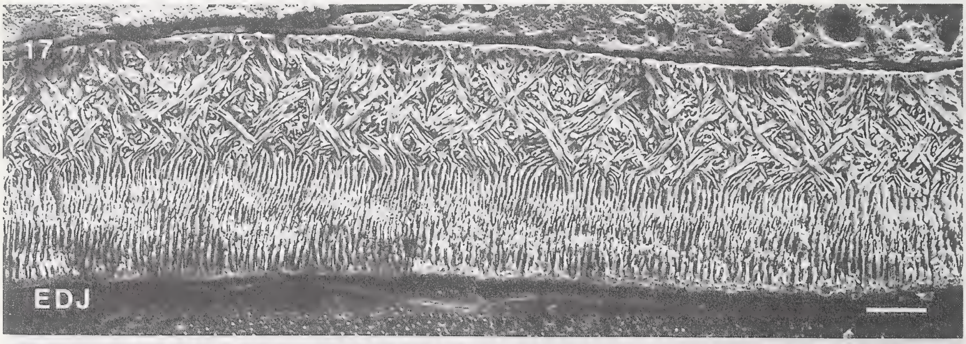
Abb. 16: *Mytonolagus* sp. Querschnitt durch den I sup. (Koe 1445, 28894-96; Länge des Balkens 10 µm).

die Prismen aber in Reihen zwischen IPM-Platten angeordnet sind, gebildet. Es muß allerdings angemerkt werden, daß in einem so dünnen Schmelz Prismenüberkreuzungen kaum möglich sind.

Die Übereinstimmung des Schmelzmusters im oberen Inzisiv mit dem des unteren wurde bei den anderen Leporiden, und zwar bei *Oryctolagus cuniculus*, *Hypolagus brachygnathus*, *Palaeolagus* sp. ebenso wie bei *Mytonolagus*, festgestellt (Abb. 16).

Die Prämolaren und Molaren der Leporiden

Das Schmelzband der Prämolaren und Molaren ist bei *Lepus*, *Ochotona*, *Hypolagus* und *Palaeolagus* in der Dicke stark differenziert. In den dünnsten Abschnitten ist die Prismenrichtung kaum zu ermitteln; wo es etwas dicker wird (Abb. 18), liegt radialer Schmelz vor. In den normal dicken Schmelzbandabschnitten zeigt der Schmelz zwei etwa gleichdicke Schichten. Innen liegt ein radialer Schmelz, in dem die IPM in Platten zwischen Prismenreihen steht, und ein irregulärer Schmelz außen. Es handelt sich um modifizierte HSB, bei denen die Lagen in kurze, stark verwundene Stücke aufge-



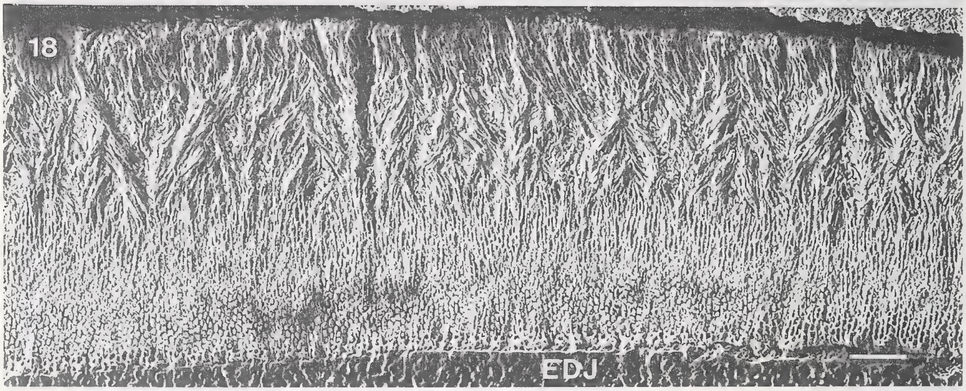


Abb. 17: *Prolagus oeningensis*. Dickes Schmelzband eines unteren Molaren. Über einer dicken Innenschicht von radialem Schmelz liegt ein irregulärer Schmelz (Koe 1060, 29374-75; Länge des Balkens 30 µm; EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze).

Abb. 18: *Oryctolagus cuniculus*. Dickes Schmelzband eines oberen Molaren mit radialem Schmelz innen und irregulärem Schmelz außen (Koe 1061, 293883-85; Länge des Balkens 30 µm).

löst sind, so daß sich Prismen-Bündel statt Lagen überkreuzen. Die Bündel sind bei *Lepus* und *Hypolagus* nach dem tangentialen Anschliff deutlich größer als die von *Prolagus.*

Diskussion

Bevor die Schmelzmuster der Lagomorpha mit denen anderer Säuger mit gliriformen Inzisiven verglichen werden, soll versucht werden, aus den oben vorgelegten Beobachtungen zunächst die charakterisierenden Merkmale und Unterschiede innerhalb der Lagomorpha herauszuarbeiten. Aus der Fülle der fossilen Hasen konnten zwar nur wenige Gattungen untersucht werden, doch stehen die belegten Gattungen in verschiedenen Unterfamilien und belegen unterschiedliche Entwicklungslinien. Deswegen sind aus der Übereinstimmung in den Schmelzmustern Verallgemeinerungen zulässig.

Die Leporidae

Bei den beiden Gattungen der rezenten Leporinae (*Lepus* und *Oryctolagus*) sind die Schmelzmuster der unteren und oberen Schneidezähne identisch. Der Schmelz in den großen Inzisiven ist einschichtig und wird von durchgehenden dicken HSB gebildet. Nur der dünne Schmelz des kleinen I^3 besteht aus radialem Schmelz.

Dieses Schmelzmuster wurde auch bei *Hypolagus* aus dem Pleistozän Europas, einem Vertreter der Archaeolaginae, gefunden. Auch die untersuchten Palaeolaginae, *Palaeolagus* aus dem Oligozän von Nebraska, ?*Tachylagus* aus dem Ober-Eozän von Montana und sogar *Mytonolagus* aus dem Mittel-Eozän von Wyoming weisen dieses Schmelzmuster auf. Damit bestätigt sich, daß die Palaeolaginae eine engere Beziehung zu den Leporinae haben als etwa zu den Ochotinidae (Thenius 1969). Eine Fortentwicklung im Schmelzmuster läßt sich in dem zu beobachtenden Zeitabschnitt für das Schmelzmuster nicht nachweisen. Damit zeigen die untersuchten Leporiden ein sehr einheitliches Schmelzmuster vom Eozän bis heute.

Aus dem frühen Auftreten dieses Schmelzmusters darf aber nicht abgeleitet werden, daß das einschichtige Schmelzmuster der Leporiden einen primitiven Merkmalszustand belegt. Diese Frage kann aber erst im Vergleich mit den Ochotoniden einerseits und anderseits mit den Rodentia und anderen Säugetieren mit gliriformen Inzisiven weiter unten diskutiert werden.

Die Ochotonidae

Die Ochotonidae unterscheiden sich im Schmelz der Schneidezähne von den Leporiden sowohl darin, daß die unteren und oberen Inzisiven ungleiche Schmelzmuster besitzen, als auch darin, daß jeweils ein großer Anteil der Schmelzdicke von radialem Schmelz gebildet wird. Damit sind die Schmelzmuster der Ochotoniden mehrschichtig.

In den unteren Inzisiven tritt als wichtiger Bestandteil ein radialer Schmelz als Innenschicht auf, der in seiner äußeren Zone in relativ schwach ausgebildete HSB übergeht. Der recht dünne tangentiale Außenschmelz, der bei *Ochotona* beobachtet wurde, scheint keine besondere Rolle zu spielen, da er z. B. bei *Prolagus* völlig fehlt.

Dieses Schmelzmuster der unteren Schneidezähne wurde in seiner Grundstruktur auch bei *Prolagus oenigensis* und *Lagopsis* sp. aus dem Miozän sowie bei *Piezodus* und *Titanomys* aus dem Ober-Oligozän aus Europa gefunden. In dem unteren Schneidezahn eines nicht determinierten Lagomorphen aus dem Mittel-Eozän von

Wyoming ist dieses Schmelzmuster ebenfalls belegt. Auch bei der stärker abgeleiteten Form *Prolagus sardus*, bei der die HSB in den unteren Inzisiven gut entwickelt sind, bleibt stets eine deutliche Zone mit radialem Schmelz erhalten. Damit ist das Schmelzmuster stets mehrschichtig.

In den oberen Schneidezähnen (I^2) dominiert der radiale Schmelz. Anstelle von HSB kommt es zur Ausbreitung von tangentialem Schmelz. Hier zeigt der stark abgeleitete *Prolagus sardus* aus dem Jungpleistozän von Sardinien eine Weiterentwicklung gegenüber den übrigen Ochotoniden. Jener Teil des inneren radialen Schmelzes, in dem sich bei *Ochotona* bereits eine leichte Schrägstellung der Prismenreihen bemerkbar macht, ist bei *Prolagus sardus* zu tangentialem Schmelz umgebildet. Ebenso hat sich die Tendenz beim äußeren radialen Schmelz verstärkt, denn dort wo er bei *Ochotona* bereits verdickt ist, nimmt er bei *Prolagus* die ganze Schmelzdicke ein. Daraus ergibt sich, daß das Schmelzmuster von *Prolagus* weiter entwickelt ist als bei den übrigen untersuchten Ochotoniden. Bei *Piezodus* sp. und *Titanomys* sp. scheint ein etwas anderer Trend vorzuliegen. Hier ist der Schmelz der oberen Inzisiven sehr dünn, und daher liegt im wesentlichen radialer Schmelz vor. Der tangentiale Außenschmelz ist unbedeutend. Auffallend ist, daß nirgendwo im Schmelzmuster der oberen Inzisiven Prismenüberkreuzungen oder HSB beobachtet wurden.

Im sehr dünnen Schmelz des I^3 von Ochotona wurde nur radialer Schmelz angetroffen. Auch hier stehen die Prismen in deutlichen Reihen getrennt von IPM-Platten.

Wichtig ist festzuhalten, daß bis auf ganz stark ausgedünnte Bereiche des Schmelzes das Schmelzmuster der Ochotoniden mehrschichtig ist und sich damit deutlich von dem einschichtigen Schmelzmuster der Leporiden unterscheidet. Damit erweist sich die Lehrbuchmeinung (z. B. Hartenberger 1985, Li & Ting 1985, Carroll 1988), nach der sich alle Lagomorpha durch einen einschichtigen Schmelz von den Rodentia mit einem zweischichtigen Schmelz in den Inzisiven unterscheiden sollen, als unzutreffend.

Vergleicht man die Schmelzmuster der Schneidezähne von Leporiden und Ochotoniden mit dem Schmelzmuster der Prämolaren und Molaren, so zeigt sich, daß die beiden Familien im Schmelzmuster der Backenbezahnung weitgehend übereinstimmen (Abb. 17 und 18). Dieses Schmelzmuster hat große Gemeinsamkeiten mit dem der Inzisiven bei den Ochotoniden. Die Leporiden weichen mit dem Schmelzmuster ihrer Schneidezähne stark davon ab.

Die Frage, ob das einschichtige Schmelzmuster der Leporidae primitiver ist als das mehrschichtige der Ochotonidae, kann zwar zu einem gewissen Grad aus den Lagomorpha selber erschlossen werden. Überzeugender wird die Argumentation allerdings, wenn man zum einen die Evolution der Schmelztypen bei den Säugetieren allgemein und zum anderen die Schmelzmuster der Säugetiere mit gliriformen Inzisiven betrachtet.

Gliriforme Inzisiven bei kleinwüchsigen Säugetieren

Außer den Lagomorpha haben noch weitere Säugetiere gliriforme Inzisiven, das heißt immerwachsende Frontzähne, die nur einseitig mit Schmelz belegt sind, entwickelt. Die umfangreichste Gruppe sind die Rodentia, bei denen nach dem „Glires-Konzept" diskutiert wird (McKenna 1982), ob die Entwicklung dieses Zahntyps ein synapomorphes Merkmal für Lagomorpha und Rodentia sein kann. Außer den

Rodentia sollen hier auch der Schmelz jener Formen unter den Multituberculata (Ptilodontoidea), Marsupialia (*Groeberia*), Hyracoidea (*Procavia*), Primates (*Daubentonia*), betrachtet werden, die in der Körpergröße etwa den Rodentia und Lagomorpha entsprechen. Die Mixodontia sind zwar von besonderem Interesse, aber in ihrem Schmelzmuster leider nur ungenügend bekannt.

Rodentia. — Die vielfältigen Modifikationen der Schmelzmuster in den Schneidezähnen der Rodentia (z. B. Koenigswald 1990, 1993) brauchen hier nicht beschrieben zu werden, sondern nur jene Aspekte, in denen sich die Rodentia von den Lagomorpha unterscheiden. Nach der klassischen Arbeit von Korvenkontio (1934) sowie Wahlert (1968) und Martin (1992) läßt sich bei den Nagern der Schmelz der Inzisiven überall in eine Portio interna (PI) und eine Portio externa (PE) unterteilen (Abb. 19). Die Abgrenzung zwischen den beiden Schichten ist viel schärfer als die Abgrenzung der Zonen bei *Ochotona*. Nur in sehr wenigen Ausnahmefällen kann die PE auch bei Nagetieren (z.B. *Heterocephalus* und *Tamquammys*) reduziert sein (Martin 1992, 1993).

Wichtiger als die Zahl der Schichten ist die einheitliche Beteiligung der Schmelztypen. Die PE wird stets aus radialem Schmelz gebildet, in dem die IPM zwischen den Prismen anastomosiert, aber nie Platten zwischen Prismenreihen bildet. Die PI wird dagegen von Hunter- Schreger-Bändern gebildet, in denen die IPM entweder parallel zu den Prismen oder in höheren Evolutionsniveaus im Winkel zu den überkreuzten Prismenlagen angeordnet ist. Das Dickenverhältnis der beiden Schichten kann sehr unterschiedlich sein. Die PE nimmt dabei selten mehr als 50% ein, kann aber auch sehr dünn werden (z. B. bei *Prosiphneus* mit nur etwa 10 %). Ganz außen liegt der prismenlose Außenschmelz (PLEX), der in der Regel übergangen wird, weil er meist nur hauchdünn ist. Die Lagen der Hunter-Schreger-Bänder in der PI überkreuzen sich stets in einem großen Winkel. Nach der Dicke der HSB, die geringer ist als bei den Lagomorpha, lassen sich die Großgruppen unterscheiden (Korvenkontio 1934, Wahlert 1968, Boyde 1978, Sahni 1985, Martin 1992). Multiseriale HSB sind bei den Caviomorpha und Hystricognatha verbreitet, während uniseriale HSB die Sciuromorpha und Myomorpha kennzeichnen. Die ursprünglichste Form, pauciseriale HSB, treten nur bei fossilen Gruppen auf.

Die ursprüngliche Ausrichtung der HSB ist transversal, das heißt quer zur Wachstumsachse des Zahns, in einigen Familien werden die HSB aber auch longitudinal mit und ohne zentrale Antiklinale ausgerichtetet (Wahlert & Koenigswald 1985, Koenigswald 1993, Bruijn & Koenigswald 1994). Unterschiede im Schmelzmuster zwischen oberen und unteren Schneidezähnen wurden bislang nur bei myomorphen Nagern gefunden, nicht aber bei Caviomorpha (Martin 1992) und Sciuromorpha. Wo Unterschiede zwischen unteren und oberen Schneidezähnen beobachtet wurden, erwiesen sich die unteren stets als die stärker abgeleiteten (Koenigswald 1993). Auch die kontinuierlich wachsenden Molaren der Nager, soweit Unterschiede zwischen unteren und oberen beobachtet werden konnten, lassen stets die progressiveren Merkmale in den unteren Bezahnungen erkennen (Koenigswald et al. 1994).

Das Schmelzmuster der Molaren unterscheidet sich bei den Rodentia in der Regel von dem der Schneidezähne. Besonders in hochkronigen Molaren wird der Schmelz in vielfältiger Weise differenziert (Koenigswald et al. 1994), erreicht aber meist nicht den Differenzierungsgrad der Schneidezähne.

Multituberculata, Marsupialia, Primates und Hyracoidea. — Bei den Multituberculata haben die Ptilodontoidea gliriforme Inzisiven entwickelt. Nach den Angaben zum Schmelz von Sahni (1979) und Carlson & Krause (1985) ist die Schmelzauflage zweischichtig, wobei die innere Schicht aus radialem Schmelz, die äußere aus tangentialem Schmelz besteht.

Unter den südamerikanischen Marsupialia hat unter anderen die palaeogene *Groeberia* ebenfalls diesen Zahntyp entwickelt (Pascual et al. 1986). Koenigswald & Pascual (1990) haben im unteren Schneidezahn ein zweischichtiges Schmelzmuster festgestellt, das innen von tangentialem und außen von radialem Schmelz gebildet wird.

Daubentonia madagaskariensis, ein rezenter Lemur aus Madagaskar, besitzt als Primate kontinuierlich wachsende Schneidezähne mit einseitiger Schmelzauflage. Der zweischichtige Schmelz (Abb. 20) wird innen von gut ausgebildeten HSB (Koenigswald & Pfretzschner 1987) gebildet, die etwa 80% der Schmelzdicke einnehmen. Er wird von einem dünnen radialen Schmelz überlagert.

Bei der hyracoiden *Procavia* sind nur die oberen Schneidezähne kontinuierlich wachsend. Die einseitige Schmelzauflage ist einschichtig und wird nur aus radialem Schmelz gebildet (Abb. 21). Es ist die bisher einzige Form, bei der der Schmelz keine weiteren Differenzierungen aufweist (Koenigswald 1988).

Demnach tritt ein zweischichtiger Schmelz nicht nur bei den Rodentia auf. Aber die meisten der hier betrachteten Gruppen mit mehrschichtigem Schmelz unterscheiden sich in der Anordnung der Schmelztypen innerhalb des Schmelzmusters.

Jüngst wurde *Tribosphenomys* als ältester Vertreter der Rodentia aus dem Grenzbereich Palaeozän-Eozän beschrieben (Meng et al. 1994). Sein Schmelz ist zwar auch zweischichtig, zeigt aber weder in der Innenschicht noch in der Außenschicht eine Prismenüberkreuzung und damit keine HSB. In der Außenschicht weisen die Prismen lediglich eine größere Inklination auf. Da zweischichtiger Schmelz mehrfach entwickelt wurde, würde dieses Argument nur dann auf eine Beziehung zu den Rodentia hinweisen, wenn HSB in der Innenschicht anzutreffen sind.

Die Polarität in der Entwicklung des Schmelzes

Entwicklungstendenzen können im Schmelz auf verschiedenen Ebenen betrachtet werden (Koenigswald & Clemens 1992). Um die Evolutionshöhe der verschiedenen, hier betrachteten Formen abschätzen zu können, besonders um zu entscheiden, ob der einschichtige Schmelz der Leporiden primitiver sei als der mehrschichtige Schmelz bei den Rodentia (Hartenberger 1985, Li & Ting 1985), können einerseits die verschiedenen Schmelztypen miteinander verglichen werden. Andererseits soll der Einbau zusätzlicher Schmelztypen im Schmelzmuster betrachet werden, um daraus Argumente für die Entwicklungsrichtung abzuleiten.

Abb. 19: *Gerbillus campestris*, Cricetidae, rezent. Längsschnitt durch den unteren Schneidezahn. Die Portio interna wird von uniserialen HSB gebildet, die Portio externa von radialem Schmelz (Koe 42, 29339-40; Länge des Balkens 30 μm; EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze; der Pfeil weist in Richtung der Kaufläche).

Abb. 20: *Daubentonia madagaskariensis*, Lemuridae, rezent. Längsschnitt durch den unteren Schneidezahn mit gleichmäßigen HSB. Die dünnen hervortretenden Streifen sind die Zwischenzone zwischen den HSB. Der radiale Schmelz außen nimmt nur 20% ein (Koe 275, 29341-343; Länge des Balkens 100 μm).

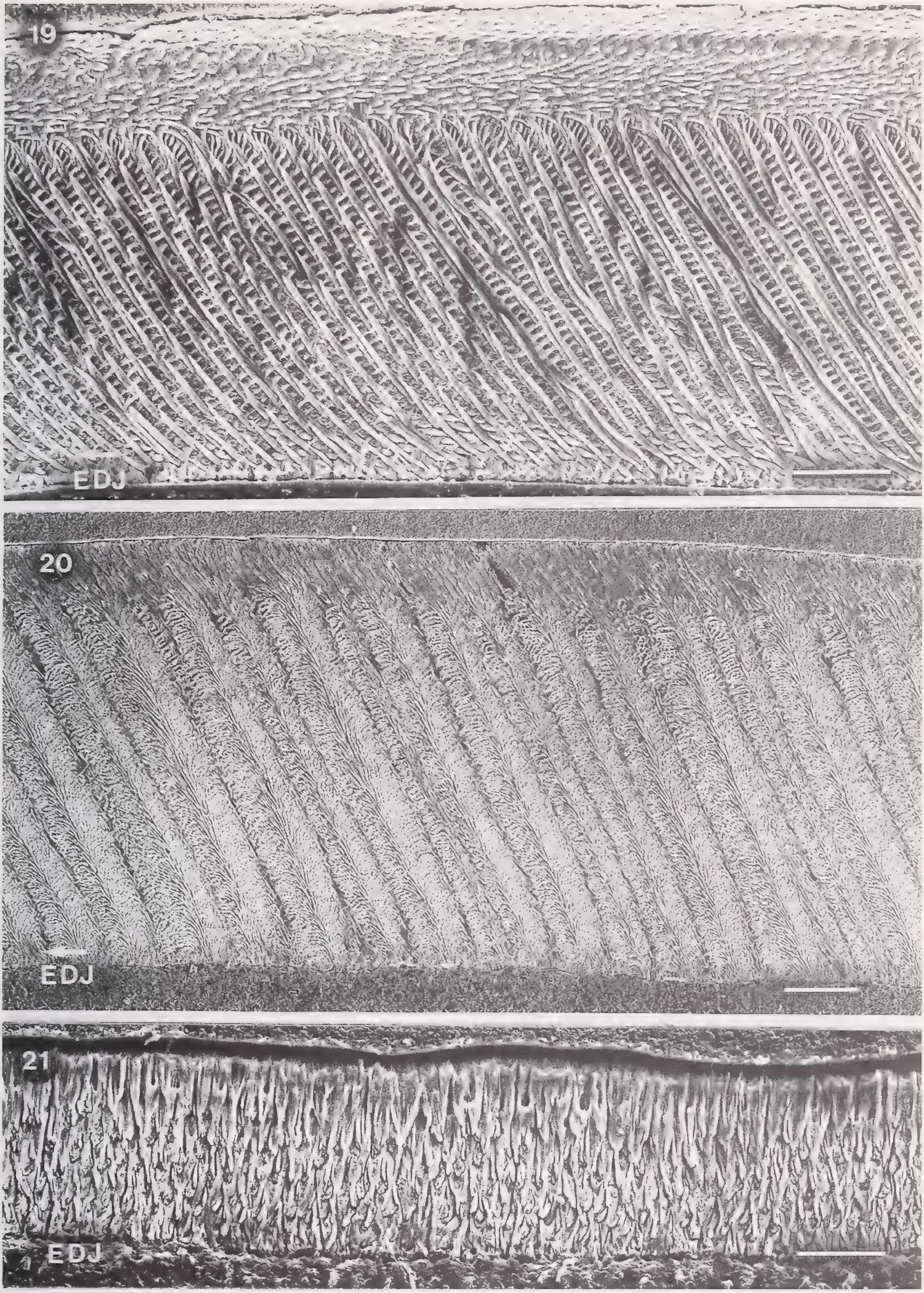


Abb. 21: *Procavia capensis*, Hyracoidea, rezent. Querschnitt durch das Schmelzband des oberen Inzisiven, das von radialem Schmelz gebildet wird und dem eine dünne prismenlose Außenschicht (PLEX) auflagert (Koe 921, 29368-70; Länge des Balkens 30 μm).

Differenzierung der Schmelztypen. — Der radiale Schmelz muß, zumindest im Bereich kaenozoischer Säuger, als ursprünglich angesehen werden, weil dieser Schmelztyp bei vielen Proteutheria, Lipotyphla und ursprünglichen Primaten ausschließlich vorhanden ist. Ein weiteres Argument für diese Bewertung ist die Beobachtung, daß der Fossilbericht mehrfach gezeigt hat, wie sich andere Schmelztypen aus radialem Schmelz entwickeln.

Durch seitliches Absinken ursprünglich radial gestellter Prismen entsteht der tangentiale Schmelz. Das wurde in den Molaren der Arvicoliden beobachtet (Koenigswald 1980) und kann jetzt auch in der Innenzone der oberen Schneidezähne der Ochotoniden etwa zwischen den Zuständen bei *Prolagus oeningensis* einerseits und *Prolagus sardus* andererseits gezeigt werden.

Aus radialem Schmelz entstehen durch immer größer werdende Prismenüberkreuzung Hunter-Schreger-Bänder. Das wurde unter anderem für die Lipotyphla bei *Erinaceus*, bei den frühen Primaten bei *Pleasiadapis* (Clemens & Koenigswald 1991) und für die „Condylarthra" bei den Arctocyoniden gezeigt (Koenigswald et al. 1987). In dieses Bild passen auch die unteren Inzisiven der Ochotoniden, wo sich in einem radialen Schmelz die HSB mit einer geringen Prismenüberkreuzung abzeichnen, bei *Prolagus sardus* aber ausweiten. Dabei setzt die Bildung der HSB keine bestimmte Ausrichtung der IPM voraus.

Radialer Schmelz ist aber keineswegs nur primitiv, sonst würde er nicht vielfach in den Schmelzmustern hochentwikelter Säugetierbezahnungen vorkommen. Er hat seine eigene, biomechanisch wichtige Funktion, weil die Prismen, die die Kaufläche in einem großen Winkel durchdringen, den Schmelz recht resistent gegen den Abrieb machen (Rensberger & Koenigswald 1980, Boyde & Fortelius 1986, Koenigswald & Clemens 1992).

Differenzierung des Schmelzmusters. — Zwei ganz unterschiedliche Wege, zusätzliche Schichten im Schmelzmuster einzubauen, können im Fossilbericht beobachtet werden. Beispiele bieten einerseits die Molaren der Arvicoliden (Rodentia) und andererseits die Molaren vieler herbivorer Großsäuger beim Übergang zur Hochkronigkeit.

Die hochkronigen Molaren der Arvicoliden sind sehr eingehend an fossilem und rezentem Material untersucht worden (Koenigswald 1980, Rabeder 1981). Innerhalb der Gattung *Mimomys* tritt während des Ober-Pliozäns eine Differenzierung des Schmelzmusters durch den Einbau von HSB auf. Bei *Mimomys occitanus* wird das ganze Schmelzband in der Kaufläche von radialem Schmelz gebildet. Bei den etwas jüngeren Formen treten (uniseriale) HSB als Mittellage im radialen Schmelz auf. Damit teilen sie diesen in einen inneren und äußeren radialen Schmelz. Die Zahl der Schmelzprismen springt somit von 1 auf 3. Der Streifen der HSB leitet sich in der folgenden Zeit nach innen aus und unterdrückt den inneren radialen Schmelz. Im vollentwickelten Schmelzmuster der Molaren, etwa bei *Mimomys pliocaenicus*, nehmen die HSB etwa die Hälfte der Schmelzdicke ein. Dadurch wird der Schmelz zweischichtig, und die zeitliche Abfolge der Zahl der Schichten geht von 1 über 3 auf 2 zurück.

Da das Schmelzmuster in den beschriebenen luvseitigen Schmelzbandabschnitten der Molaren bei den Arvicoliden mit den Schneidezähnen fast exakt übereinstimmt, liegt es nahe, einen ähnlichen Bildungsmodus für diese, wie für die Nagetiere allgemein, anzunehmen (Koenigswald 1985). Auch bei den Arctocyoniden (Proteutheria) werden primitive HSB ebenfalls als Mittellage innerhalb des radialen Schmelzes eingebaut (Koenigswald et al. 1987).

Einen völlig anderen Modus, nach dem eine zusätzliche Schmelzschicht in ein bereits differenziertes Schmelzmuster eingebaut werden kann, hat Pfretzschner (1993) für die Molaren der Equiden gezeigt. Mit der Entwicklung der Hochkronigkeit wird zwischen die Schmelz-Dentin-Grenze und die HSB ein „modifizierter Radialschmelz" geschoben und mit der Zeit ausgeweitet. Er kann den Einbau auch biomechanisch wegen der Konzentration vertikaler Spannungen an der Schmelz-Dentin-Grenze sinnvoll erklären. Die IPM nimmt einen Teil der Kräfte auf und ist deswegen ebenso dick wie die Prismen. Beide Bauelemente stehen im rechten Winkel zueinander. Überzeugend an der Interpretation ist, daß der gleiche Umbau des Schmelzmusters bei zahlreichen großwüchsigen Herbivoren, unter anderem bei Perissodactlya, Artiodactyla und sogar bei *Diprotodon* (Marsupialia) beobachtet wird, sobald die Zähne hochkronig werden. Es ist allerdings noch nicht klar, wie weit die Körpergröße bzw. die Dimensionen der Zähne eine Rolle spielen und ob diese Beobachtungen auch auf Kleinsäuger übertragen werden dürfen.

Bewertung der Evolutionshöhe in den Schmelzmustern der Lagomorpha

Auf den ersten Blick erscheint es geradezu überflüssig zu diskutieren, welches der Schmelzmuster ursprünglich sei, das einschichtige Schmelzmuster der Leporiden, das zweischichtige Schmelzmuster der Rodentia oder das mehrschichtige der Ochotoniden. Nach der Zahl der Schichten wurde argumentiert und das Schmelzmuster der Leporiden entsprechend als ursprünglich gegenüber den Rodentia bewertet (Hartenberger 1985, Li & Ting 1985, Flynn 1994, Meng et al. 1994). Aber nachdem an den Arvicoliden gezeigt werden konnte, daß die bloße Zahl der Schmelzschichten keine Aussagekraft über Entwicklungshöhe besitzt, muß diese Frage auch für die Lagomorpha neu diskutiert werden. Zur Zahl der Schichten gehört unbedingt die Identifizierung der beteiligten Schmelztypen.

Innerhalb einer Dentition können verschiedene Zähne unterschiedlich hoch entwickelte Schmelzmuster besitzen. Dabei kann der Erfahrungswert gelten, daß je stärker die morphologische Differenzierung einer Zahngruppe ist, desto größer ist die Chance, daß auch Besonderheiten im Schmelz zu beobachten sind. Deswegen sind bei den Rodentia die niederkronigen Molaren im Schmelzmuster wesentlich einfacher als die Schneidezähne. Erst mit zunehmender Hochkronigkeit differenziert sich auch in den Molaren das Schmelzmuster.

Die rezenten Lagomorphen haben kontinuierlich wachsende Molaren, aber bei den fossilen Formen zeigen die Ochotoniden zum Teil erst eine partielle Hypsodontie. Auffallend ist nun innerhalb der Lagomorpha, daß sowohl die untersuchten Ochotoniden wie Leporiden ein sehr ähnliches Schmelzmuster in den Molaren besitzen, nämlich eine Innenzone aus radialem Schmelz und außen HSB bzw. einen anderen abgeleiteten Schmelztyp.

Wenn die größte Schmelzmusterdifferenzierung in den morphologisch stark abgeleiteten Zähnen zu erwarten ist, dann ist es wahrscheinlich, daß das Schmelzmuster der Schneidezähne bei den Leporiden gegenüber dem der Prämolaren und Molaren abgeleitet ist, auch wenn es einschichtig ist. Bei den Ochotoniden haben die Inzisiven etwa das gleiche Schmelzmuster wie die Backenzähne und damit das weniger abgeleitete, auch wenn es mehrschichtig ist. Die Alternative wäre wesentlich unwahrscheinlicher, nämlich daß sich gerade in den Schneidezähnen der Leporiden das ursprüngliche Schmelzmuster erhalten hat, während das Schmelzmuster der Backenzähne den gleichen evolutiven Schritt wie die Ochotoniden in Backen- und Schneidezähnen gemacht hätte.

Es wurde gezeigt, daß radialer Schmelz weniger abgeleitet ist als HSB. Damit könnten die Ochotoniden einen Teil dieses ursprünglichen Schmelztyps im Schmelzmuster bewahrt haben. Andererseits haben die Untersuchungen von Pfretzschner (1993) gezeigt, daß radialer Schmelz auch bei Großsäugern als zusätzliches Bauelement in das Schmelzmuster eingefügt wird. Die Anordnung der IPM zeigt sogar gewisse Ähnlichkeiten. Damit könnte man theoretisch auch vom Schmelzmuster der Leporiden zu dem der Ochotoniden gelangen. Nun zeigt sich aber gerade bei *Prolagus sardus*, daß der Trend umgekehrt verläuft, nämlich daß bei dieser stark abgeleiteten Form die HSB sich auf Kosten des radialen Schmelzes ausweiten. Die Winkelstellung der Prismen innerhalb der HSB nimmt auch zu. Es ist daher auch von den Schmelztypen her anzunehmen, daß HSB, die die ganze Schmelzdicke ausfüllen, das stärker abgeleitete Schmelzmuster darstellen. Ein weiteres Detail zeigt, daß der radiale Schmelz bei den Ochotoniden nicht erst später eingebaut wurde. Die plattige IPM, die im radialen Schmelz zwischen den Prismenreihen steht, bleibt auch vorwiegend plattig, wenn sich die HSB ausbilden. Auch bei *Lepus* ist diese plattige IPM im Bereich der HSB erhalten, was die charakteristische Wellenstruktur im tangentialen Schliff verstärkt (Abb. 13). Demnach sprechen viele Argumente dafür, daß sich das Schmelzmuster der Leporiden aus jenem früher Ochotoniden entwickelt hat. Mindestens seit dem Eozän liegt das *Lepus*-Schmelzmuster in seiner abgeleiteten Form bereits vor. Über den Ursprung werden möglicherweise neue Lagomorphenfunde aus dem frühen Eozän von Kyrgyzstan (Averianov pers. Mitt.) Aufschluß geben.

Damit wird deutlich, daß es unsinnig ist, die bloße Zahl der Schmelzschichten im Schmelzmuster als Argument für die Entwicklungshöhe anzusehen, aber unter Berücksichtigung der beteiligten Schmelztypen ist eine Abschätzung der Entwicklungshöhe durchaus möglich.

Unter den angeführten Säugetieren mit gliriformen Schneidezähnen hat allein *Procavia* einen einschichtigen Schmelz aus einem kaum abgeleiteten Schmelztyp, nämlich aus radialem Schmelz. Damit liegen recht ursprüngliche Verhältnisse vor.

Ein mehrschichtiges Schmelzmuster hat sich bei Säugern mit gliriformen Inzisiven mehrfach entwickelt, bei den Ptilodontoidea, *Groeberia*, *Daubentonia*, Rodentia und bei Ochotonidae. Meist unterscheiden sich aber die Formen in der Kombination und Position der Schmelztypen. So liegen im zweischichtigen Schmelz der Rodentia die HSB immer auf der Innenseite (PI), während der radiale Schmelz auf der Außenseite liegt. Eine sehr ähnliche Kombination wurde parallel bei *Daubentonia madagaskariensis* entwickelt. Bei den Ochotoniden, die nach der hier vorgelegten Interpretation das für Lagomorpha weniger abgeleitete Schmelzmuster haben, ist die Position der Schmelztypen umgekehrt. Deswegen läßt sich aus dem Schmelzmuster keine engere Beziehung zwischen Lagomorpha und Rodentia ableiten.

Tabelle 1: Zahl der Schichten (= Zahl) und die beteiligten Schmelztypen im Schmelzmuster der gliriformen Inzisiven von Logomorpha und anderen kleineren Säugetieren.

Taxon	Zahl	Schmelztypen		
		innen	Mitte	außen
Ochotona div. sp. I inf	2-3	radial	HSB	tangential
Prolagus sardus I inf	2	radial		HSB
Ochotona div. sp. I sup	2	radial		tangential
Prolagus sardus I sup	1-3	<-----------	radial	----------->
		tangential		radial
		tangential	radial	tangential
		<----------	tangential	---------->
Lepus europaeus I inf u. I sup	1	<-------------	HSB	------------->
Oryctolagus cuniculus I inf u. I sup.	1	<-------------	HSB	------------->
Palaeolagus sp. I inf u. I sup	1	<-------------	HSB	------------->
Tachylagus sp. I inf	1	<-------------	HSB	------------->
Mytonolagus sp. I inf	1	<-------------	HSB	------------->
RODENTIA (alle Gruppen) I inf u. I sup	2	HSB		radial
Daubentonia madagas. I inf u. I sup	2	HSB		radial
PTILODONTOIDEA (Multitub.) I inf	2	radial		tangential
Groeberia (Marsupialia) I inf	2	tangential		radial
Procavia capensis (Hyracoidea) I sup	1	<-----------	radial	----------->

Die Zahl der Schmelzschichten spielt auch eine besondere Rolle bei der Diskussion der verwandtschaftlichen Verhältnisse zwischen den Rodentia und den Lagomorpha sowie deren Beziehungen zu den Mixodontia des Alttertiärs. *Rhombomylus* mit seinem einschichtigen Schmelzmuster (mit durchgehenden HSB) dürfte demnach nicht primitiver sein als *Eurymylus* mit einem zweischichtigen Schmelzmuster. Leider sind aber die beteiligten Schmelztypen bei *Eurymylus*, *Heomys* und anderen Mixodontia ungenügend identifiziert. Die hier vorgelegten Ergebnisse zeigen, daß zwar die Zählung der Schmelzschichten allein unzureichend ist, aber zusammen mit einer Bestimmung der beteiligten Schmelztypen durchaus zuverlässig Unterschiede und Beziehungen zwischen Gruppen deutlich werden läßt.

Ergebnisse

Innerhalb der Lagomorpha lassen sich die beiden großen Familien, die Ochotoniden einerseits sowie die Leporiden (Leporinae, Archaeolaginae und Palaeolaginae), am Schmelzmuster der Inzisiven unterscheiden. Während das Schmelzmuster der Leporiden einschichtig ist, zeigen die Ochotoniden ein mehrschichtiges Schmelzmuster.

Bei den Leporiden zeigen obere und untere Schneidezähne das gleiche Schmelzmuster, bei den Ochotoniden kommt es dagegen zu gewissen Unterschieden.

Der Schmelz der Schneidezähne wird bei den Leporiden in seiner ganzen Dicke von HSB durchzogen. Dagegen ist der Schmelz der Ochotonidae mehrschichtig. In den unteren Inzisiven liegt ein radialer Schmelz auf der Innenseite, der in seiner äußeren Hälfte in schwach ausgebildete HSB übergeht. Eine Zone aus tangentialem Schmelz, der in eine PLEX übergeht, schließt den Schmelz nach außen ab. In den oberen Inzisiven zeigt der radiale Schmelz keine HSB, weist aber innen wie außen die Tendenz, in tangentialen Schmelz überzugehen. Auch der äußere tangentiale Schmelz wird stellenweise verbreitert.

Beide Schmelzmuster lassen sich seit dem Eozän in Nordamerika nachweisen. In dem untersuchten Material tritt das Leporiden-Schmelzmuster erstmals bei *Mytonolagus* sp. aus dem Mitteleozän von Wyoming und einem *Tachylagus* zugeordneten Zahn aus dem Ober-Eozän von Montana auf. Auch *Palaeolagus* aus dem Oligozän Nebraskas zeigt dieses Schmelzmuster.

Das Ochotoniden-Schmelzmuster wurde bei einem undeterminierten Zahn aus dem Mittel-Eozän von Wyoming gefunden und ist bei den Ochotoniden des Ober-Oligozäns, *Piezodus* und *Titanomys* gut belegt. *Prolagus sardus* aus dem Pleistozän zeigt eine Differenzierung, die über das Maß der anderen Ochotoniden rezent und fossil hinausgeht.

Das mehrschichtige Schmelzmuster der Ochotoniden unterscheidet sich vom zweischichtigen Schmelzmuster der Rodentia grundsätzlich in der völlig anderen Position des radialen Schmelzes.

Eine Auszählung der Schichten ergibt keinen Hinweis auf die Entwicklungshöhe, falls nicht die beteiligten Schmelztypen identifiziert werden können. Aus dem Vergleich der Evolutionstrends im Niveau der Schmelztypen und der Schmelzmuster ergibt sich, daß das einschichtige Schmelzmuster der Leporiden mit durchgehenden HSB gegenüber dem der Ochotonidae abgeleitet ist. Das mehrschichtige Schmelzmuster der Ochotoniden hat nicht dasselbe Evolutionsniveau erreicht. Das Schmelzmuster der Leporiden dürfte sich aus dem Schmelzmuster früher Ochotoniden durch den Ausbau eines abgeleiteten Schmelztyps, der Hunter-Schreger-Bänder, entwickelt haben.

Schlußbemerkung

Diese Studie soll am Beispiel der Lagomorphen zeigen, daß die Struktur des Schmelzes eine Vielzahl von Merkmalen bietet, die ähnlich wie die meisten morphologischen Merkmale eine Evolution durchmachen und in ihrer Evolutionsrichtung bestimmt werden können. Schmelzuntersuchungen sollen morphologische Analysen ergänzen, nicht ersetzen. Wenn man sich vergegenwärtigt, wie wenige Merkmalskomplexe man wirklich quer durch alle Gruppen - fossil und rezent - verfolgen kann, dann dürften diese zusätzlichen Merkmale durchaus willkommen sein. Da Zähne tief im Kiefer nach genetischen und epigenetischen Informationen gebildet werden, spielen äußere Einflüsse auf die Struktur eine untergeordnete Rolle, es sei denn, sie sind durch die Selektion im Erbgut gefestigt worden.

Jochen Niethammer, dem dieser Band gewidmet ist, hat das Potential der Schmelzuntersuchungen bereits geahnt, als die überzeugenden Ergebnisse noch ausstanden.

Großzügig hat er mir in der Anfangsphase und später immer wieder entscheidendes Material aus seiner Sammlung zur Verfügung gestellt. Bis zu seinem tragischen Unfall hat er wiederholt Teilergebnisse kritisch diskutiert.

Danksagung

Schmelzuntersuchungen sind abhängig von Originalmaterial, das z. T. auch zerstört werden muß. Deswegen gilt mein herzlicher Dank in erster Linie all den Kolleginnen und Kollegen, die geholfen haben, das erforderliche Material aus den von ihnen betreuten Sammlungen zur Verfügung zu stellen. Im Zusammenhang mit dieser Arbeit sind besonders zu nennen: M. R. Dawson aus Pittsburgh, M. Erbajwea aus Ulan-Ude, R. D. Guthrie aus Fairbanks, K. Heißig aus München, M. Hugeney aus Lyon, K. Kowalski aus Krakau, H. Moeller aus Heidelberg, J. Niethammer aus Bonn, Li Chuankuei aus Peking, G. Storch aus Frankfurt und E. Tchernov aus Jerusalem. Weiter danke ich meinen bewährten Mitarbeitern Frau D. Kranz und Herrn G. Oleschinksi für die Anfertigung der Fotos und Tafeln.

Zusammenfassung

Innerhalb Lagomorpha lassen sich die Ochotonidae von den Leporidae (Leporinae, Archaeolaginae, Palaeolaginae) am Schmelz der Schneidezähne unterscheiden. Dem einschichtigen Schmelz der Leporiden steht ein mehrschichtiger Schmelz bei den Ochotoniden gegenüber. Damit wird die Lehrmeinung umgeworfen, daß der Schmelz in den Inzisiven aller Lagomorphen einschichtig und nur bei den Rodentia zweischichtig sei. Die Zählung der Schichten ist aber nur aussagefähig, wenn die beteiligten Schmelztypen identifiziert werden. An der Anordnung der Schmelztypen läßt sich der mehrschichtige Schmelz bei den Ochotoniden eindeutig von dem zweischichtigen Schmelz der Rodentia unterscheiden. Die beiden Schmelzmuster der Leporidae wie der Ochotonidae lassen sich im Fossilbericht bis in das Eozän verfolgen. Aufgrund eines Vergleichs mit der Schmelzentwicklung bei anderen Säugetieren wird die Polarität bei der Ausbildung von Schichten im Schmelzmuster diskutiert. Der einschichtige Schmelz der Leporiden wird gegenüber dem mehrschichtigen Schmelzmuster der Ochotoniden (und Rodentia) als abgeleitet bewertet.

Literatur

Boyde, A. (1978): Development of the structure of the enamel of the incisor teeth in the three classical subordinal groups of the Rodentia. — Pp. 43—58 in Butler, P. M. & K. A. Josey (eds.): Development, function and evolution of teeth. London, New York, San Fancisco.

Boyde, A. & M. Fortelius (1986): Development, structure and function of rhinoceros enamel. — Zool. J. Linn. Soc. 87: 181—214.

Bruijn, H. de & W. v. Koenigswald (1994): Early Miocene rodent faunas from the eastern Mediterranean area. Part V. The genus *Enginia* (Muroidea) with a discussion of the structure of the incisor enamel. — Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Paleont. 97 (4): 381—405.

Carlson, S. J. & D. W. Krause (1985): Enamel ultrastructure of multituberculate mammals: an investigation of variability. — Contr. Mus. Paleont. Univ. Michigan 27: 1—50.

Carroll, R. (1988): Vertebrate Paleontology and Evolution. — New York (Freeman).

Clemens, W. A. & W. v. Koenigswald (1991): *Purgatorius*, Plesiadapiformes, and evolution of Hunter-Schreger bands. — J. Vert. Paleont. 11 (3), # 43.

Flynn, L. J. (1994): Roots of rodent radiation. — Nature 370: 97—98.

Hartenberger, J.-L. (1985): The order Rodentia: Major questions on their evolutionary origin, relationships and suprafamilial systematics. — Pp. 1—33 in Luckett, W.P. & J.-L. Hartenberger (eds.): Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis. Plenum, New York.

Koenigswald, W. v. (1980): Schmelzmuster und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). — Abh. Senckenb. naturf. Ges. 539: 1—129.

Koenigswald, W. v. (1985): Evolutionary trends in the enamel of rodent incisors. — Pp. 403—422 in Luckett, W. P. & J. L. Hartenberger (eds.): Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis. Plenum, New York.

Koenigswald, W. v. (1988): Enamel modification in enlarged front teeth among mammals and the various possible reinforcements of the enamel. — In: Russell, D. E., J. P. Santoro & D. Sigogneau-Russell (eds.): Teeth revisited: Proceedings of the VIIth international symposium on dental morphology, Paris 1986. Mém. Mus. natn. Hist. nat. C 53: 148—165.

Koenigswald, W. v. (1990): Ein ungewöhnliches Schmelzmuster in den Schneidezähnen von *Marmota* (Rodentia, Mammalia). — N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 190: 53—73.

Koenigswald, W. v. (1993): Die Schmelzmuster in den Schneidezähnen der Gliroidea (Gliridae und Seleviniidae, Rodentia, Mammalia) und ihre systematische Bedeutung. — Z. Säugetierk. 58: 92—115.

Koenigswald, W. v. (1994): Differenzierungen im Zahnschmelz der Marsupialia im Vergleich zu den Verhältnissen bei den Placentalia (Mammalia). — Berl. Geowiss. Abh. (Krebs Festschr.) E 13: 45—81, 7 Taf.

Koenigswald, W. v. & W. A. Clemens (1992): Levels of complexity in the microstructure of mammalian enamel and their application in studies of systematics. — Scanning Microscopy 6: 195—218.

Koenigswald, W. v. & R. Pascual (1990): The schmelzmuster of the Paleogene South American rodentlike marsupials *Groeberia* and *Patagonia* compared to rodents and other Marsupialia. — Paläont. Z. 64: 345—358.

Koenigswald, W. v. & H. U. Pfretzschner (1987): Hunter-Schreger-Bänder im Zahnschmelz von Säugetieren: Anordnung und Prismenverlauf. — Zoomorphology 106: 329—338.

Koenigswald, W. v., J. M. Rensberger & H. U. Pfretzschner (1987): Changes in the tooth enamel of early Paleocene mammals allowing increased diet diversity. — Nature 328: 150—152.

Koenigswald, W. v., M. Sander, M. Leite, T. Mörs & W. Santel (1994): Functional symmetries in the schmelzmuster and morphology in rootless rodent molars.— Zool. J. Linn. Soc. 110: 141—179.

Korvenkontio, V. A. (1934): Mikroskopische Untersuchungen an Nagerincisiven unter Hinweis auf die Schmelzstruktur der Backenzähne. — Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fennicae Vanamo 2: 1—274, 47 Taf.

Li, C. & S.-Y. Ting (1985): Possible phylogenetic relationship of Asiatic eurymylids and rodents, with comments on mimotonids. — Pp. 35—58 in Luckett, W. P. & J.-L. Hartenberger (eds.): Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis. Plenum, New York.

Martin, T. (1992): Schmelzmikrostruktur in den Inzisiven alt- und neuweltlicher hystricognather Nagetiere. — Palaeovertebrata Mém. Extraord. 1992: 1—168, 12 Taf.

Martin, T. (1993): Early rodent incisor enamel evolution: Phylogenetic implications. — J. of Mammlian Evolution 1 (4): 227—254.

Mazza, P. & F. Zafonte (1987): Phyletic and ecologic considerations on the Gargano (Southern Italy) *Prolagus* (Ochotonidae, Lagomorpha, Mammalia). — Boll. Soc. Paleontol. Ital. 26: 221—231, 3 pl.

McKenna, M. C. (1982): Lagomorph interrelationships. — Geobios 6: 213—223.

Meng, J., A. R. Wyss, M. R. Dawson & R. Zhai (1994): Primitive fossil rodent from Inner Mongolia and its implications for mammalian phylogeny. — Nature 370: 134—136.

Pascual, R., A. A. Carlini, & L. J. M. De Santis (1986): Dentition and ways of life in cenocoic South American rodent-like marsupials. Outstanding examples of convergence. — In: Russell, D. E., J.-P. Santoro & D. Sigogneau-Russell (eds.): Teeth revisited: Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology, Paris 1986. Mém. Mus. natn. Hist. nat., Ser. C 53: 217—226.

Pfretzschner, H. U. (1993): Enamel microstructure in the phylogeny of Equidae. — J. Vert. Paleont. 13: 342—349.

Rabeder, G. (1981): Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. — Beitr. Paläont. Österr. 8: 1—373, 194 Abb., 15 Taf.

Rensberger, J. M. & W. v. Koenigswald (1980): Functional and phylogenetic interpretation of enamel microstructure in rhinoceroses. — Paleobiology 6: 477—495.

Sahni, A. (1979): Enamel ultrastructure of certain North American cretaceous mammals. — Palaeontographica 166: 37—49, 5 Taf.

Sahni, A. (1985): Enamel structure of early mammals and its role in evaluating relationships among rodents. — Pp. 133—150 in Lukett, W. P. & J. L. Hartenberger (eds.): Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis. Plenum, New York.

Thenius, E. (1969): Phylogenie der Mammalia, Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden). — Handbuch der Zoologie VIII/2: 723 S., 715 Abb. De Gruyter, Berlin.

Tomes, J. (1850): On the structure of the dental tissues of the order Rodentia. — Phil. Trans. Roy. Soc. 1850: 529—567.

Wahlert, J. H. (1968): Variability of rodent incisor enamel as viewed in thin section, and the microstructure of the enamel in fossil and recent rodent groups. — Breviora, Museum of Comparative Zoology 309: 1—18.

Wahlert, J. H. & W. v. Koenigswald (1985): Specialized enamel in incisors of eomyid rodents. — Amer. Mus. Novitat. 2832: 1—12.

Prof. Dr. W. v. Koenigswald, Institut für Paläontologie der Universität Bonn, Nussallee 8, D-53115 Bonn.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 58	Bonn, Juni 1996

Book Review

Kielan-Jaworowska, Z. & P.P. Gambaryan (1994): *Postcranial anatomy and habits of Asian multituberculate mammals.* Fossils and Strata, No. 36, 92 pp. Scandinavian University Press, Oslo, Copenhagen & Stockholm.

Remains of multituberculate mammals have been found in deposits of the Late Triassic to Late Eocene. Most of them are known by their skulls or dentition. In this monograph palaeontologist Zofia Kielan-Jaworowska, who named most of the known taxa, and her colleague Petr P. Gambaryan describe in detail new fossils of postcranial skeletons of six taxa of Asian multituberculates. For two species the postcranial musculature is reconstructed and a new reconstruction of the pes and the complete animal is given. The authors conclude that these multituberculates were able to jump. They also speculate, "that the competitive inferiority of multituberculates to eutherians is related to the structure of the pelvis with a ventral keel, which hindered prolongation of the gestation period, and to abducted limbs that limited their endurance for prolonged running." Furtheron, they state that the "analysis of multituberculate-therian postcranial synapomorphies does not support the idea that Multituberculata is the sister taxon of Theria." This is a good example for the art of palaeontological analysis and interpretation, and an important contribution to the ongoing discussion on the early evolution of mammals.

R. Hutterer (Bonn)

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 59—91	Bonn, Juni 1996

Systematics of the indigenous hares of Italy traditionally identified as *Lepus europaeus* Pallas, 1778 (Mammalia: Leporidae)

Fernando Palacios

Abstract. Hares living on the Italian Peninsula and in Sicily have traditionally been identified as a single species (*Lepus europaeus* Pallas, 1778) but a taxonomic study based on the size, morphology, and pelage of indigenous specimens of this area held in museum collections clearly reveals that they belong to two different species, *L. europaeus* and *Lepus corsicanus* de Winton, 1898. The geographic localities of the specimens indicate that they occupied parapatric areas in natural conditions, *L. europaeus* in the northern part of the Italian Peninsula and *L. corsicanus* in the southern part, being separated between Siena and Rome. The two species are very distinct phenetically and the species differentiation is possible using both univariate and multivariate statistics. There is a notable uniformity in the phenetic characteristics of each species within the natural areas of distribution and no evidence of hybridization has been found as the specimens do not have intermediate characters even in neighboring localities within their geographic areas. Among the discriminant features determining the distinctiveness of these two species the color of the basal fringe of the dorsal underfur of adult specimens which is always white in *L. europaeus* and grey in *L. corsicanus* is worthy of note. As for skull size, there are several measurements which do not overlap, *L. corsicanus* being smaller than *L. europaeus*. As regards dental characters, the difference in the shape of the posterior contour of the cross section of the first upper incisor, which is concave in *L. europaeus* and smooth or convex in *L. corsicanus*, is important. Statistical comparisons of frequencies of skull and dental character states showed high Chisquare values and very low probabilities suggesting that there is a significant difference between the two species. Two correspondence factor analyses based on the above frequencies served to separate well the specimens of the two species into different groups without plot overlapping. As regards phenetic relationships of *L. corsicanus* with other SW European hares, *L. castroviejoi* from the Cantabrian Mts showed the most extensive phenetic similarity in a discriminant analysis made with skull measurements, whereas *L. europaeus* was the most distant. The results suggest that *L. corsicanus* and *L. castroviejoi* could have had a common ancestor occupying a large distribution area in SW Europe between Italy and Spain before the expansion of *L. europaeus*.

Key words. Taxonomy, systematics, hares, *Lepus*, Leporidae, Lagomorpha, mammals, Europe.

Introduction

Unlike in other Mediterranean countries, hare systematics in Italy have never been a controversial topic. Two species were commonly accepted as representing the hares of the Italian peninsula, *Lepus europaeus meridiei* Hilzheimer, 1906, described from Aveyron (S France) and *Lepus corsicanus* de Winton, 1898, described from Corsica. Shortly after the description of the two taxa, Miller (1912) identified both hares as subspecies of *L. europaeus*. According to this author, the northern Italian hares correspond to *L. europaeus meridiei* and the southern Italian hares to *L. europaeus corsicanus*.

Miller's view accepting these hares only as different subspecies seems unusual for a period in which this author and many other taxonomists were very generous in recognizing the validity of hare species, and the decision seems a little incongruent in comparison with other taxonomic interpretations, as in the case of *Lepus parnassius* Miller, 1903 from Greece, in which the holotype has the typical skin and skull of *L. europaeus*. However, in Italy Miller (1912) separated peninsular hares only at the subspecies level despite the fact that he clearly identified *L. europaeus corsicanus* on the basis of peculiarities of pelage color, and even after detecting the discriminant underfur color of *L. corsicanus* in specimens from Sicily and southern Italy.

Petter (1961) in a wide revision of European and Asiatic hares classified both Italian subspecies under *Lepus capensis*, without making any particular reference to the hares from Italy. In a descriptive work on Italian hares, Toschi (1965) followed Miller (1912) and Ellerman & Morrison-Scott (1951) for taxonomy on peninsular and Sicilian populations.

Following these papers nobody has paid further attention to the study of Italian hares and in the latest publications updating the main taxonomic problems still affecting Old World hares by Flux (1983), Angermann (1983), Corbet (1986), and Flux & Angermann (1990) there is no reference to them. However, in a recent review, Hoffmann (1993) lists *L. corsicanus* as a valid species on the basis of a preliminary contribution on this same subject (Palacios et al. 1989).

Material and methods

I studied hare specimens from Italy held in the collections of the Istituto Nazionale di Biologia della Selvaggina "Alessandro Ghigi" (Bologne), Museo Civico di Storia Naturale (Milan), Museo Civico di Storia Naturale "Giacomo Doria"(Genova), Museo Zoologico de "La Specola" (Florence), Unidad de Zoologia Aplicada (Madrid), Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris), Natural History Museum (London), American Museum of Natural History (New York), and National Museum of Natural History (Washington). Data collected include label information, specimen identification, skull size and morphology, pattern of enamel in dentition, and pelage color and pattern.

As the scope of the taxonomic problem to be clarified here is restricted to hares previously identified as brown hares (*L. europaeus*) from Italy and Corsica, I excluded Italian *L. timidus* and the hares from Sardinia that belong to *L. mediterraneus*. I also excluded brown hare specimens collected after the end of the 19th century to avoid the influence of hare restocking. As far as I know, this has been a common practice in Italy for hunting purposes since the early 1900s, according to label data for specimens from the MF collection, with an increase in this activity after 1930 (Toschi 1965). Sample limits set in this paper are of interest both to define the natural distribution area of the brown hare in Italy and to characterize the indigenous population. Identification of brown hare specimens has been done using previous experience on Spanish hares (Palacios 1989).

As for the Corsican hare (*L. corsicanus*) all available specimens from the Italian Peninsula, Sicily, Corsica, and Elba Island were included in the sample. It contains specimens from the 19th century and a few from this century. The identification of the specimens was based on the characteristics of the holotype which was captured in Corsica and acquired in the market of Bastia. As regards the origin of this island population, there is evidence to support the view that hares were introduced. Vigne (1988) indicates that Corsican hares were probably released on the island no later than in the 16th century.

Only relative age class IV adult specimens (Cabon-Raczynska 1964, Palacios 1989) were included in the comparison between samples. Some of the criteria used to identify the specimens with available skulls are: exooccipital-supraoccipital suture completely ossified and not detectable by color or thickness; mandibular capitulum well-ossified lacking porosity or fissures under the condyles; temporal tubercles and supraorbital processes well-developed; absence of porosity on the nasal lateral processes of the frontal bone and on the edges of the supraorbital processes. In specimens represented by skins only the relative age (adult, subadult, young) was estimated using other criteria based on the color and width of centrodorsal hair bands, body size (the dry measurements of hindfoot and ear were used when necessary), degree of ossification of long bones attached to skins, reproductive data, development of mammary nipples, etc.

As some of the old specimens in Italian collections are mounted with skull inside, not all the skulls of the specimens listed below were available for study. The Milan and Genova collections do not hold either specimens of *L. corsicanus* or old specimens of *L. europaeus*, but they have been examined to complete the information on contemporary specimens of *L. europaeus* and other hare species from neighboring areas. The Madrid collection was used as a reference for data on the Spanish species.

The *L. corsicanus* and *L. europaeus* specimens from Italy that were studied are listed in Appendix 1 and 2, respectively.

The available body measurements were taken from labels, and dry measurements were taken in some specimens on the stuffed skins with a digital calliper. Skull measurements were taken from all specimens using a standard digital calliper connected to a printer. Measurement abbreviations are listed in Appendix 3. To take some of the skull measurements calliper points were modified by sharpening them on both sides, and the longest ones were fluted transversely on the internal side near the far end; cranial foramina were measured using a set of wires of known diameter with an accuracy of 0.1 mm; external radius of curvature of the first upper incisor (I1/) measurements were taken using a circle template with accuracy of 0.1 mm; alveolar position of the I1/ end was determined by transparency using a lateral spotted light in a dark room; drawings of teeth in cross-section were made with camera lucida using refracted light, first upper incisor (I1/), second upper premolar (P2/), third upper premolar (P3/), and third lower premolar (P/3) were drawn at the occlusal surface, and I1/ also in a cross-section, internal to the alveolus, located ⅔ of the total curvature posteriorly. Data on pelage color are limited to a comparison of centrodorsal hair bands in all the specimens with the underfur and the dominant hair considered separately, and observations of interspecies color variation in a number of body regions in some specimens of each species; pelage color was studied mainly from winter specimens by comparison with Ridgway's (1912) color table. Univariate statistics for the body and skull variables were computed with Statgraphics and BMDP software. The Levene test was used to determine if the variances were equal or unequal and, in the case of unequal variances, the Welch correction was used to calculate the test of hypotheses regarding the differences between means. The Chisquare analyses made to test differences in frequencies of skull and dental characters between species were performed using BMDP software. The correspondence factor analyses made to represent graphically the differences between species in frequency data of skull and dental characters were carried out using BIOMECO software of the Centre Louis Emberger (CNRS, Montpellier). The stepwise discriminant analyses to calculate the taxonomic relationship among species using skull measurements were performed using BMDP software.

Results

External measurements

The body size of indigenous Italian hares is not well-documented because most of the old museum specimens lack external measurements. On the other hand, the few specimens of relative age IV that have external measurements, particularly in the sample of *L. corsicanus*, show a great disparity in the figures for each measurement (Table 1) that is hard to accept as intraspecies variation within *Lepus*. For instance, the tail length and hindfoot length have abnormally high variation coefficients, between 20 and 30 %. Figures for these coefficients in samples of other hare species

Table 1: External measurements of some adult *L. corsicanus* and *L. europaeus* specimens from Italy taken from skin labels. (1) indicates that the figures correspond to "lungheza mas.". In the other specimens they appear under the terms "testa et corpo" or "head and body length". Description of measurements is in Appendix 3.

Specimens	HB	T	HF	E
L. corsicanus				
BM 8.9.30.1	610	70	90	105
AMNH 160956	550	109	141	94.1
AMNH 160959	590	120	126	96
L. europaeus				
BM 98.10.2.18	550 (1)	90	130	107
BM 98.10.2.19	500 (1)	90	140	107
USNM 153400	558	92	138	112

from Spain of relative age IV have never been higher than 12 % for tail length and 4 % for hindfoot length (Palacios 1989).

The only explanation for this fact is that these measurements of Italian hares have been taken by each collector in a different way (tail length from base or from anus, with hair or without hair, or as the difference between total body length and head & body length; hindfoot with nail or without nail; ear from notch or from base).

As for hindfoot length, a control of the figure validity for *L. corsicanus* specimen BM 8.9.30.1 was done using the dry hindfoot length taken on the stuffed skin. As the figure for the dry measurement without nail is 123 mm and the foot is straight and seems intact, the available specimen label figure of 90 mm is not possible.

Other figures for dry hindfoot without nail in *L. corsicanus* are 118 and 120 mm in specimens BM 78.7.3.4 and BM 98.2.9.1, respectively. Considering that the hindfoot length without nail in hares undergoes an average decrease of 5.08 % from fresh to dry conditions ($P < 0.001$, $n = 33$, $sd = 1.54$), it can be estimated that the fresh hindfoot length without nail of the three *L. corsicanus* specimens would range from 124 to 130 mm. On the basis of this estimate it is likely that the label figure of 141 mm available for the hindfoot length of specimen AMNH 160956 includes the nail.

De Winton's (1898) dry hindfoot measurement of the *L. corsicanus* holotype (BM 78.7.3.4) is 119 mm. This figure is similar to the dry measurement reported above, but the dry ear measurement (107 mm) was probably taken from the base as the dry figures from the notch that I took on the skin are 84 and 90.5 mm (right and left ear).

As regards *L. europaeus* from Italy, the size of the hindfoot seems somewhat larger than in *L. corsicanus*. The fresh hindfoot measurement of specimen USNM 153400 is 138 mm. This figure could be valid because the value for the dry measurement without nail is 134.8 mm. On the contrary, the figure of 130 mm corresponding to the specimen BM 98.10.2.18 seems somewhat low for relative age IV specimens of *L. europaeus* as we found equivalent figures in fresh specimens from Spain of relative age II (juveniles having the exoccipital-supraoccipital suture not yet ossified).

As for ear length, the available label figures for *L. corsicanus* 105, 94.1 and 96 mm, corresponding to specimens BM 8.9.30.1, AMNH 160956 and AMNH 160959, respectively, are smaller than those for *L. europaeus* with figures of 107, 107 and 112 mm corresponding to specimens BM 98.10.2.18, BM 98.10.2.19 and USNM 153400. This difference is also supported by the information derived from dry ear length figures taken from the notch in specimens of *L. corsicanus.* These measurements are 91, 84 and 90 mm in specimens BM 8.9.30.1, BM 78.7.3.4 and BM 98.2.9.1 and 84 mm in MNHN 1919-670. Considering that the ear length taken from the notch experiences a reduction of 10.2 % in hares from fresh to dry conditions ($P < 0.001$, $n = 59$, $sd = 2.44$), the fresh measurement for those specimens can be estimated at between 92 and 100 mm, a range that is still less than that of *L. europaeus.*

The figures for head & body length of *L. corsicanus* (written on labels as "testa et corpo") seem excessively large and it is likely that they, in fact, correspond to the total length measured from the front of the snout to the end of the tail. This assumption is supported by comparison with *L. europaeus,* a larger species in which, according to my data on other European populations, the head & body length of fresh adult specimens rarely attains figures over 550 mm, with figures between 530 and 550 mm being the norm.

The head and body length figures for the Italian sample of *L. europaeus* are still difficult to interpret. It depends on the exact meaning of the term "lungheza mas", which is written on the labels of specimens BM 98.10.2.18 and BM 98.10.2.19 near the figures 550 and 500 mm. This term is probably the equivalent here to head & body length as the fresh measurements of total length in adult *L europaeus* are rarely below 600 mm. However, a priori the meaning of "lungheza mas" seems to be different from the meaning of "testa et corpo" which appears on the labels of the other specimen, USNM 153400, before the figure of 558 mm.

In short, body size in *L. corsicanus* appears to be smaller than in *L. europaeus,* but interpretation of the scarce external measurements of the collection specimens entails some confusion, precluding their utilization for precise comparison between the two species. Body measurements of new *L. corsicanus* specimens would be of interest in the future for a full comparison with *L. europaeus.*

Skull measurements

Skull size has been well-characterized on the basis of 29 measurements from two samples of ten specimens each of every species corresponding to relative age IV. These samples may be considered as few in number but are close to the maximum that can be gathered for study considering the specimens of indigenous hares of relative age IV from Italy (and collected during the 19th century) available worldwide. Tables 2 and 3 represent the values corresponding to the measurements of *L. corsicanus* and *L. europaeus,* respectively, and Table 4 depicts the results regarding univariate statistics.

L. corsicanus has a smaller skull than *L. europaeus* as is shown by most of the 29 measurements analyzed. In 9 of these measurements there is no range overlap between species. On the other hand, these measurements are very uniform and the values of the coefficients of variation are, in general, very small. In the case of the total length (TL) these coefficients are 2.9 % in *L. corsicanus* and 2.3 % in *L. europaeus.* The other variables have similar figures. For instance, as regards the palatal length (PL), they are 1.9 % and 4.0 %, respectively. The only one of these 9 variables with a large coefficient of variation is the height of processus muscularis mandibulae

Table 2: Skull measurements of 10 adult specimens of *L. corsicanus*. 1 — MF 10870, 2 — MF 10871, 3 — MF 11526, 4 — MF 11588, 5 — BM 8.9.30.1, 6 — BM 78.7.3.4, 7 — BM 98.2.9.1, 8 — BM 19.7.7.2341, 9 — AMNH 160956, 10 — AMNH 160959. The complete data for these specimens is in Appendix 1 and the description of skull measurements is in Appendix 3. Negative values of DIRSIM when the incisor root does not reach the suture and the value 0 when the posterior end of the incisor root reaches the level of the suture.

	Specimens									
Variables	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
TL	90.45	89.99	-	84.25	92.9	89.0	89.5	-	92.0	92.01
PL	35.8	36.5	37.12	34.87	36.3	36.1	35.6	37.0	36.23	37.18
INL	31.23	29.01	33.01	30.71	31.0	31.3	31.5	32.8	29.11	31.52
ENL	40.31	38.47	40.22	39.51	40.2	39.6	40.6	39.1	38.01	40.86
UCTRL	17.06	16.73	17.4	17.12	17.1	17.0	18.0	17.0	16.87	17.48
FIL	22.36	23.15	23.67	22.68	23.0	23.0	22.75	24.0	22.61	23.09
SFW	13.24	13.87	13.91	15.35	13.2	14.6	12.5	14.4	15.16	12.67
WSP	-	-	-	29.93	30.8	31.8	31.0	30.8	-	-
ANW	13.75	12.58	12.74	12.66	14.05	13.1	14.7	12.0	13.39	14.3
PNW	21.62	20.86	20.9	20.76	21.1	20.9	21.8	20.5	20.56	21.04
WFT	40.29	40.12	40.53	39.58	42.9	41.3	42.3	41.2	42.73	41.6
PZW	43.29	42.96	-	41.67	43.9	43.7	-	-	43.59	43.51
RW	25.17	25.49	26.26	25.15	26.9	26.0	26.3	26.7	27.33	26.77
FIW	9.66	11.02	10.93	11.21	11.35	10.75	11.25	11.6	10.72	9.52
NPB	6.87	6.76	7.17	6.22	6.75	6.6	5.9	7.0	7.1	7.43
PPW	10.36	10.12	10.06	10.62	11.45	10.3	10.8	10.4	9.57	10.18
FUISW	2.94	3.11	3.0	2.86	2.9	2.9	2.95	2.95	3.12	2.91
FUISL	1.95	1.9	1.82	1.78	1.85	1.65	1.8	1.7	1.93	1.84
RIC	9.6	10.7	10.6	10.0	10.2	10.8	11.5	10.3	10.3	10.7
FTL	7.85	7.59	7.97	8.56	8.2	7.8	8.8	9.7	9.79	8.0
TBL	10.84	10.13	-	11.23	11.15	10.2	11.0	-	10.66	11.19
TBW	7.79	7.39	-	6.58	7.5	7.0	7.6	-	8.03	8.11
DFZ	-	0.0	0.8	0.4	1.0	1.2	1.3	0.5	1.2	1.0
DPFP	0.3	0.3	0.5	0.3	0.4	0.2	0.4	0.6	0.6	0.4
MLCP	68.83	68.48	-	64.39	69.5	66.0	69.7	67.5	67.57	-
MH	40.45	39.68	-	37.12	40.4	37.9	40.2	39.5	40.74	-
LCTRL	18.27	17.92	18.16	18.39	17.8	17.9	19.0	18.15	17.48	-
HPMM	0.48	0.69	-	0.88	1.15	0.7	1.5	0.9	0.84	0.95
DIRSIM	-2.62	-2.38	-1.43	0.0	-1.5	-0.9	-0.7	-1.0	-0.5	0.0

(HPMM) which is 32.5 % in *L. corsicanus* and 8.4 % in *L. europaeus*. This is because the figures for this variable have values which are of the same or less than the difference between min. and max. values, particularly in *L. corsicanus* (mean value 0.89; range 0.48—1.5). Fig. 2, g illustrates well the shape of processus muscularis mandibulae in the two species.

Fig. 1 illustrates fairly well the important distinction between the two taxa as regards skull measurements. It corresponds to a three-dimensional plot where variables without overlap (HPMM, MLCP and INL) have been represented.

The differences in skull size are also backed by other variables which, although presenting some overlap, still differ significantly. Among them two variables are

Table 3: Skull measurements of 10 adult *L. europaeus* specimens. 1 — MF 10871 (dupl), 2 — MF 10872, 3 — MF 10874, 4 — MF 11523, 5 — MF 11525, 6 — MF 11527, 7 — BM 98.10.2.18, 8 — BM 98.10.2.19, 9 — BM 19.7.7.2486, 10 — USNM 153400. The complete data for these specimens is in Appendix 2 and the description of skull measurements is in Appendix 3.

	Specimens									
Variables	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
TL	97.47	102.2	96.42	96.49	98.43	97.29	95.31	97.08	95.29	100.8
PL	40.94	41.45	39.86	39.68	40.65	40.38	38.4	38.53	37.8	43.3
INL	38.73	35.16	42.74	37.97	39.55	33.5	37.09	38.27	34.11	40.29
ENL	44.92	42.16	45.36	44.6	47.81	41.44	44.75	45.03	41.65	47.21
UCTRL	17.81	18.46	18.83	18.1	17.38	17.23	16.27	17.96	17.73	18.33
FIL	26.36	26.68	24.4	25.48	26.75	25.29	26.2	25.79	24.08	28.35
SFW	13.45	16.0	14.51	16.07	13.75	14.87	14.76	13.9	14.32	13.2
WSP	32.92	35.55	-	39.01	34.1	34.91	34.46	34.95	34.69	36.84
ANW	15.39	15.72	16.15	-	14.5	14.93	13.98	17.02	14.86	16.56
PNW	21.92	22.35	21.2	23.99	22.53	22.21	22.16	23.8	22.3	25.1
WFT	41.19	43.85	44.37	43.25	43.19	44.02	42.06	41.9	42.4	42.76
PZW	43.67	45.92	46.43	45.98	45.86	47.78	44.29	43.15	45.44	46.57
RW	27.39	28.43	29.36	26.13	27.38	26.82	26.67	27.66	27.88	28.34
FIW	11.46	11.37	11.91	12.14	11.97	11.14	11.98	12.33	11.58	13.29
NPB	6.61	7.0	6.63	6.14	6.26	7.21	5.82	5.01	5.8	6.85
PPW	12.06	10.78	12.01	11.62	11.32	11.24	11.57	11.52	12.03	13.09
FUISW	3.04	-	3.2	2.93	2.99	3.01	2.85	3.23	2.94	3.2
FUISL	2.16	-	2.21	2.1	1.91	1.98	1.91	2.13	2.06	2.22
RIC	9.4	-	10.9	11.0	10.1	9.8	9.7	9.8	10.7	9.8
FTL	8.24	7.94	8.59	7.92	9.2	7.65	7.67	8.76	8.05	8.17
TBL	12.26	12.31	11.17	11.24	11.67	11.84	12.16	12.03	10.92	11.06
TBW	8.85	8.86	8.57	8.09	8.37	8.75	8.45	8.98	8.92	8.41
DFZ	0.3	0.2	0.7	0.3	0.2	0.3	0.9	0.6	0.0	0.0
DPFP	0.8	0.8	0.9	0.9	0.8	0.8	0.6	0.8	0.7	0.8
MLCP	-	77.07	71.92	74.58	73.82	73.62	70.75	73.47	72.76	77.81
MH	-	43.33	41.16	41.64	41.02	41.34	42.63	44.17	43.05	45.11
LCTRL	-	18.7	19.28	19.48	19.17	18.79	17.5	18.56	17.65	18.99
HPMM	-	3.06	2.82	2.66	-	2.48	2.56	3.04	3.17	2.85
DIRSIM	-4.83	-3.53	-2.32	-4.31	-4.22	-3.76	-2.5	-4.21	-2.49	-5.74

noticeable: the distance between the end of the root of the first upper incisor and sutura incisivomaxillaris (DIRSIM) (Fig. 2, d) and the diameter of the posterior foramen palatinum (DPFP). In both cases the overlap is very small, particularly in the second case which is reduced to the minimum, the highest value of *L. corsicanus* being the same as the smallest of *L. europaeus*.

In spite of the larger overall skull size for *L. europaeus*, there are a few variables which are larger in *L. corsicanus* than in *L. europaeus*. Among them, the narrowing of the palatine bridge (NPB), radius of the first upper incisor curvature (RIC), facial tubercle length (FTL), and diameter of foramen zygomaticus (DFZ) are worthy of note. These are the variables showing negative percentages of difference between spe-

Table 4: Univariate results corresponding to skull measurements of adult *L. corsicanus* and *L. europaeus*. Values of mean, range, coefficient of variation within each species, and statistical t, significance level, and % of difference between species are given. Variables marked with (1) have unequal variances; ns = difference between means is not significant (P >0.05); * = somewhat significant (P <0.05); ** = significant (P <0.01); *** = very significant (P <0.001); (2) = P <0.0001.

	L.corsicanus (n=10)				sign.		*L.europaeus* (n=10)		
Variable	mean	min-max	cv	t	level	% d	mean	min-max	cv
TL	90.01	(84.25-92.9)	2.9	-6.57	*** (2)	8.5	97.67	(95.29-102.2)	2.3
PL (1)	36.27	(34.87-37.18)	1.9	-6.76	*** (2)	10.5	40.09	(37.8-43.3)	4.0
INL (1)	31.11	(29.01-33.01)	4.1	-6.63	*** (2)	21.3	37.74	(33.5-42.74)	7.6
ENL	39.68	(38.01-40.86)	2.3	-6.42	*** (2)	12.1	44.49	(41.44-47.81)	4.8
UCTRL	17.17	(16.73-18.0)	2.0	-2.46	*	3.7	17.81	(16.27-18.83)	4.0
FIL (1)	23.03	(22.36-24.0)	2.1	-6.90	*** (2)	12.5	25.93	(24.08-28.35)	7.4
SFW	13.89	(12.5-15.35)	6.4	-1.34	ns	4.2	14.48	(13.2-16.07)	6.7
WSP (1)	30.86	(29.93-31.8)	2.1	-5.32	***	14.2	35.27	(32.92-39.01)	4.9
ANW	13.32	(12.0-14.7)	6.4	-4.99	***	15.9	15.45	(13.98-17.02)	6.4
PNW (1)	21.00	(20.5-21.8)	1.9	-4.46	***	8.3	22.75	(21.2-25.1)	5.0
WFT	41.25	(39.58-42.9)	2.7	-3.39	**	3.9	42.89	(41.19-44.37)	2.3
PZW (1)	43.23	(41.67-43.9)	1.7	-3.86	***	5.2	45.50	(43.15-47.78)	3.0
RW	26.20	(25.15-27.33)	2.8	-3.65	**	5.3	27.60	(26.13-29.36)	3.4
FIW	10.80	(9.52-11.6)	6.3	-3.82	***	10.2	11.91	(11.14-13.29)	5.0
NPB	6.78	(5.9-7.43)	6.6	1.77	ns	-6.7	6.32	(5.01-7.21)	10.4
PPW	10.38	(9.57-11.45)	4.8	-5.28	*** (2)	12.9	11.72	(10.78-13.09)	5.2
FUISW (1)	2.96	(2.86-3.12)	2.7	-1.52	ns	2.7	3.04	(2.85-3.23)	4.2
FUISL	1.82	(1.65-1.95)	4.9	-5.14	*** (2)	13.7	2.07	(1.91-2.22)	5.3
RIC	10.47	(9.6-11.5)	4.8	1.33	ns	-3.2	10.13	(9.4-11.0)	5.7
FTL	8.42	(7.59-9.79)	9.2	0.71	ns	-2.4	8.21	(7.63-9.2)	5.9
TBL	10.80	(10.13-11.23)	3.9	-3.71	***	7.9	11.66	(10.92-12.31)	4.4
TBW	7.50	(6.58-8.11)	6.8	-5.85	*** (2)	14.9	8.62	(8.09-8.98)	3.3
DFZ	0.82	(0.0-1.3)	52.4	2.78	*	-57.3	0.35	(0.0-0.9)	82.8
DPFP	0.40	(0.2-0.6)	32.5	-7.73	*** (2)	97.5	0.79	(0.6-0.9)	10.1
MLCP	67.74	(64.39-69.7)	2.6	-6.20	*** (2)	9.1	73.97	(70.75-77.81)	3.0
MH	39.49	(37.12-40.74)	3.2	-4.63	***	7.8	42.60	(41.02-45.11)	3.3
LCTRL	18.11	(17.48-19.0)	2.3	-2.07	ns	3.1	18.68	(17.5-19.48)	3.6
HPMM	0.89	(0.48-1.5)	32.5	-14.49	*** (2)	217.9	2.83	(2.48-3.17)	8.4
DIRSIM	-1.10	(-2.62/0.0)	80.9	5.95	*** (2)	244.5	-3.79	(-5.74/-2.32)	29.2

cies in Table 4. Other variables showing the same tendency in relative terms as the above ones, but with absolute figures slightly smaller in *L. corsicanus* than in *L. europaeus*, are the smallest frontal width (SFW), the first upper incisor section width (FUISW), and the lower cheek tooth row length (LCTRL).

The variables showing the greatest percentage of difference between species are the DPFP, HPMM and DIRSIM.

Skull characters

The skulls of *L. europaeus* and *L. corsicanus* are rather different in shape. *L. europaeus* generally has a massive skull with heavy structures while *L. corsicanus* has a light skull and the structures are more delicate than in the brown hare. The upper

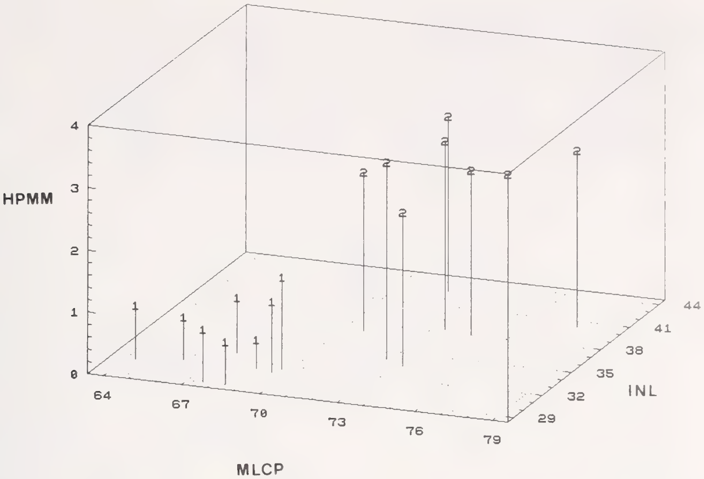


Fig. 1: Three-dimensional plot of variables without range overlap in adult *L. corsicanus* (1) and *L. europaeus* (2) showing the difference in size between these species.

contour of the skull from an lateral view in *L. europaeus* is straighter than in *L. corsicanus* which has a more rounded shape. This is mainly the effect of the nasals that are generally flat and long in *L. europaeus* and somewhat curved and shorter in *L. corsicanus*, as well as the brain case which in *L. corsicanus* is more rounded than in *L. europaeus*. However, most of the morphological difference between *L. corsicanus* and *L. europaeus* is the result of the influence of a number of skull structures related to 15 different characters, which are compared in the two species below. The character states presented by each specimen are shown in Tab. 5.

A) **Position of the lateral foramen palatinum** (Fig. 2, a, 1). — In *L. corsicanus* specimens these foramina are normally visible on the ventral plate of the palatine process of the maxilla, near the P2/ (state 1). Some specimens of *L. corsicanus* have a second pair of foramina occupying the position defined below as typical for *L. europaeus*, or in an intermediate site (state 2) between the position typical for *L. europaeus* and the position defined as state 1. Most of the specimens of *L. europaeus* have these small foramina on the anterior edge of the palatine process of the maxilla, positioned laterally (state 3). This site is internal to the incisive foramina and is not visible from the perpendicular to the skull in ventral position. *L. europaeus* specimens with a second pair of foramina near P2/ or in an intermediate position are not common.

B) **Position of the posterior foramen palatinum** (Fig. 2, a, 2). — Most *L. corsicanus* specimens have these foramina totally enclosed in the lamina horizontalis of the palatine bone (state 1) while in *L. europaeus* these foramina are positioned exactly on the suture separating the lamina horizontalis from the palatine process of the maxilla (state 3). A few specimens of *L. corsicanus* have these foramina in an intermediate position that is close to state 1, but with the lamina horizontalis opened in front to the suture (state 2). The lamina horizontalis is more extensive in *L. corsicanus* than in *L. europaeus* and in many specimens of *L. corsicanus* it is slightly pitted, this being another distinction from *L. europaeus* which never has a pitted lamina horizontalis.

C) **Symphysis of the incisive bone** (Fig. 2, h). — *L. corsicanus* specimens normally have a small but well-developed crest on the top of the anterior part of this symphysis (state 1), while

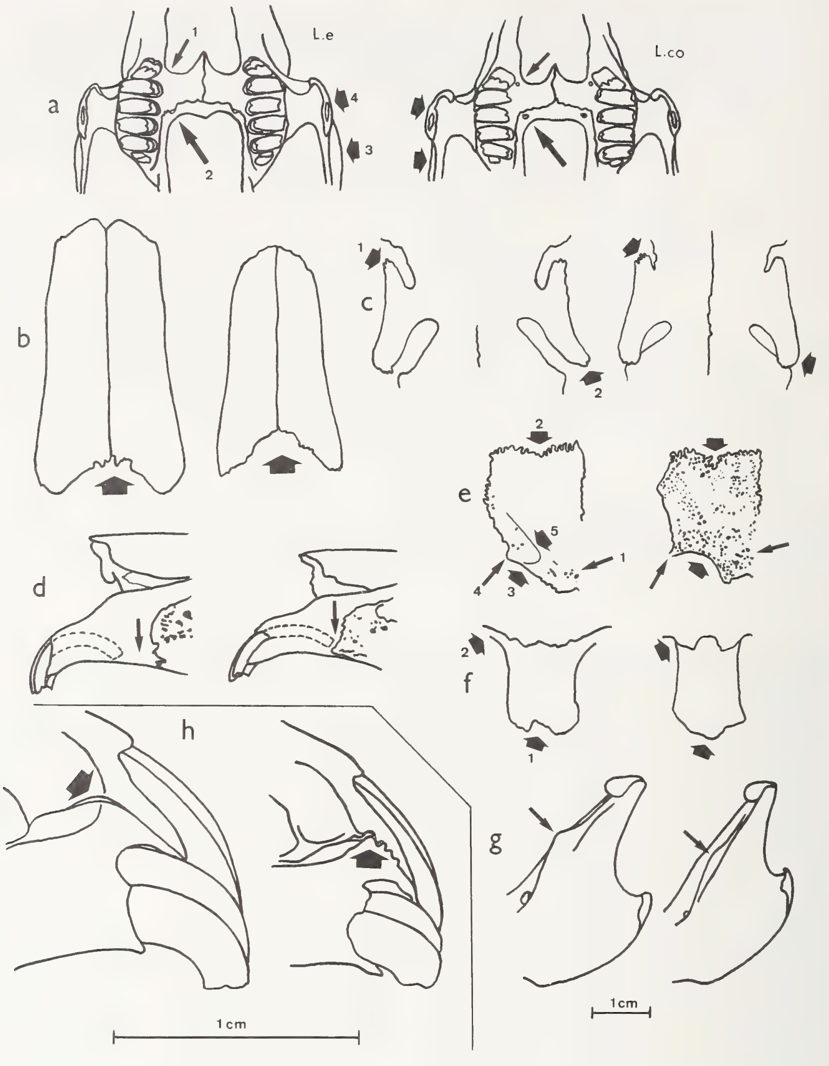


Fig. 2: Detail of several skull characters with different shapes in adult *L. europaeus* (left) and *L. corsicanus* (right). a: 1 — position of the lateral palatal foramina, 2 — position of the posterior palatal foramina, 3 — upper edge of canalis zygomaticus, 4 — shape of the facial tubercle; b: shape of the fronto-nasal suture; c: 1 and 2 — shape of the oral and aboral part of the supraorbital process; d: position of the end of the first upper incisor root with respect to the incisivo-maxillaris suture; e: 1 — pitted degree in parietal surface, 2 — shape of the coronary suture, 3 — posterior contour of the parietal, 4 — parietal projection between temporal and occipital bones, 5 — parietal trench; f: 1 and 2 — posterior contour and lateral margins of the medial parietal part of squama ossis occipitalis; g: shape of processus muscularis mandibulae; h: symphysis of the incisive bone. Drawings of *L. europaeus* correspond to specimen USNM 153400 and drawings of *L. corsicanus* correspond to specimens BM 98.2.9.1 (a, d), BM 78.7.3.4 (b, e), BM 8.9.30.1 (c, f, g), and MNHN 1962-2546 (h).

Table 5: Skull character states of adult *L. corsicanus* and *L. europaeus* specimens. Characters represented by uppercase letters and states (1, 2, 3) are described in the text.

L. corsicanus

	Characters														
Specimens	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O
MF 10870	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2
MF 10871	1	3	1	1	1	1	1	1	2	3	1	1	1	2	1
MF 11526	1	1	1	1	2	-	-	-	2	-	-	1	3	-	1
MF 11588	1	1	1	1	1	2	1	3	2	1	3	1	2	1	1
BM 8.9.30.1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	2
BM 78.7.3.4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1
BM 98.2.9.1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	2	1	1	2	2
BM 19.7.7.2341	2	1	1	1	2	1	-	-	1	-	1	1	1	-	1
AMNH 160956	3	1	1	1	2	1	-	1	2	1	2	1	1	2	1
AMNH 160959	1	1	1	-	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1

L. europaeus

	Characters														
Specimens	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O
MF 10871 dupl	3	3	3	3	3	2	3	2	2	3	3	1	1	2	1
MF 10872	3	3	2	3	3	3	3	2	3	3	3	1	3	3	3
MF 10874	1	3	3	3	3	2	3	3	2	3	3	3	1	3	3
MF 11523	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2	3	3	3	2
MF 11525	3	3	1	3	2	3	3	2	2	2	2	3	3	3	3
MF 11527	3	3	1	3	3	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3
BM 98.10.2.18	3	3	3	3	3	2	3	2	2	3	3	3	2	3	1
BM 98.10.2.19	3	3	3	3	3	3	3	3	2	3	3	1	3	2	2
BM 19.7.7.2486	3	3	3	3	2	3	3	2	3	3	2	1	3	2	1
USNM 153400	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2

in *L. europaeus* this symphysis is normally smooth without a crest (state 3). The specimens having a slightly developed crest have been defined as state 2.

D) **Shape of the supraorbital processes.** — In *L. corsicanus* the oral parts of these processes (Fig. 2, c, 1) are generally short and parallel, being frequently fused with the frontal bone, and the aboral parts (Fig. 2, c, 2) are only somewhat divergent backwards (state 1); in *L. europaeus* the oral parts are larger than in *L. corsicanus* and are rarely fused with the frontal bone being frequently divergent forwards, and the aboral parts are greatly divergent backwards (state 2).

E) **Fronto-nasal suture** (Fig. 2, b). — The shape of this suture in *L. corsicanus* is generally like a deep inverted open V with straight or slightly concave sides due to the fact that the lateral posterior ends of the nasals are usually sharp and because the frontal bone protrudes noticeably between the nasals (state 1); in *L. europaeus* the fronto-nasal suture has the shape of an open W in right position with more rounded posterior nasal ends and small frontal bone projection (state 3). The intermediate specimens have been characterized as state 2.

F) **Parietal surface** (Fig. 2, e, 1). — In *L. corsicanus* the parietal surface is normally very pitted (state 1), while in *L. europaeus* it is smooth or slightly pitted (state 3). The intermediate specimens have been characterized as state 2.

G) **Posterior contour of the medial parietal part of the squama ossis occipitalis** (Fig. 2, f, 1). — In *L. corsicanus* there usually is a medial projection backwards (state 1) while in *L. europaeus* there is a medial notch, often with a slight pointed projection inside (state 3). The specimens with a straight contour have been typified as state 2.

H) **Lateral margins of the medial parietal part of the squama ossis occipitalis** (Fig. 2, f, 2). — In *L. corsicanus* the lateral margins are rather parallel and anteriorly reach the parietals at the same level (state 1), while in *L. europaeus* the lateral margins diverge markedly forwards and in most cases the anterior ends remain at a lower level than the parietals (state 3). Specimens having parallel margins with anterior ends not reaching the parietals and terminating at a lower level, or having very divergent margins reaching the parietals anteriorly at the same level have been typified as state 2.

I) **Caudal groove of the coronary suture** (Fig. 2, e, 2). — The groove that each parietal has anteriorly is generally very marked in *L. corsicanus* (state 1) and slight in *L. europaeus* (state 3). The intermediate cases have been typified as state 2. It is also noteworthy that in *L. europaeus* the anterior-internal part of the parietals protrudes more forwards into the frontal bone than in *L. corsicanus.*

J) **Posterior contour of the parietal** (Fig. 2, e, 3). — In *L. corsicanus* the portion of the parietal contour that is in contact with the occipital is generally concave (state 1), while in *L. europaeus* this portion is usually straight (state 3). The intermediate cases have been typified as state 2.

K) **Parietal projection between temporal and occipital bones** (Fig. 2, e, 4). — *L. corsicanus* usually has a narrow parietal projection separating the temporal and occipital bones (state 1) or a parietal entrant only (state 2); as regards *L. europaeus* only a few specimens display state 2, and the most common case is the occipital and the temporal bones in close connection without a projection or entrant between (state 3).

L) **Upper edge of canalis zygomaticus** (Fig. 2, a, 3). — In *L. corsicanus* the upper edge of canalis zygomaticus is usually not prominent (state 1) or there is a slightly developed crest (state 2), while in *L. europaeus* generally there is a markedly developed crest (state 3).

M) **Presence/absence of lateral foramina on the zygomatic process of the maxilla.** — In *L. corsicanus* there usually is a small foramen above the crista facialis, anterior to the large zygomatic foramen (state 1), but in most specimens of *L. europaeus* there is no foramen (state 3); the specimens with diminutive cavities but no real foramen have been typified as state 2.

N) **Postero-external parietal furrow** (Fig. 2, e, 5). — In *L. europaeus* there usually is a well-marked lateral longitudinal furrow on the parietal surface close to the junction with the occipital and temporal bones (state 3). This furrow is usually absent (state 1) or slightly marked (state 2) in *L. corsicanus.*

O) **Shape of the incisive foramina.** — In *L. corsicanus* the incisive foramina usually have divergent margins along the first ⅔ of their length, and parallel lateral margins along the posterior ⅓ (state 1); this shape is basically similar in *L. europaeus* except that in this species there is usually a subterminal enlargement approximately ⅔ of the incisive foramina length posteriorly, the foramina being wider at this point than at the posterior end (state 3). Specimens with only a slight enlargement have been typified as state 2.

Among the other noticeable features distinguishing the two species, the shape of the facial tubercles (Fig. 2, a, 4) is worthy of note. They are more divergent posteriorly protruding more outwards in *L. corsicanus* than in *L. europaeus* in which they are fairly parallel. The fact that the facial tubercles are more external in *L. corsicanus* than in *L. europaeus* is supported by values of the TL/WFT index for which the means, 2.17 in *L. corsicanus* and 2.26 in *L. europaeus*, show a fairly significant difference ($P < 0.01$). The length of the facial tubercle also presents values that are relatively larger in *L. corsicanus* than in *L. europaeus* (means of TL/FTL index 10.87 and 11.91, respectively, $P < 0.05$).

The statistical comparison of the frequencies of the character states in the two species is presented in Table 6. Figures of X^2 (Chisquare) and the significance level are given. High values of X^2 and small probabilities in 8 characters suggest that the frequencies corresponding to the two species make a significant difference between

Table 6: Statistical comparison of frequencies corresponding to the skull character states of *L. corsicanus* and *L. europaeus*. Frequencies for each character can be easily obtained in Table 5.

Character	X^2	Significance level
A	12.844	**
B	16.364	***
C	13.333	***
D	19.000	*** (2)
E	15.200	***
F	13.652	***
G	14.936	***
H	14.760	***
I	11.111	**
J	14.355	***
K	7.969	*
L	8.923	*
M	8.100	*
N	11.925	**
O	5.600	ns

them. The most remarkable differences lie in the position of the posterior foramen palatinum and the shape of the supraorbital processes.

The results of a factor correspondence analysis based on the frequencies corresponding to the 15 skull characters in each species are plotted in Fig. 3. This plot corresponds to the projection on axes 1 and 2 that displays the maximum difference between species. The projections belonging to the specimens are enclosed in the contour line and indicate that the two taxa are separated without overlap. Axis 1 explains 36.08 % of the variance and contributes most to species differentiation, character states D1, D3, H1, J1, F1, G1, and G3 being, in that order, the most important. Axis 2 only explains 9.64 % of the variance, E2, O2, B2, L2, J2, O1, and H3 being the most important character states. States 1 are typical of *L. corsicanus*, states 3 are typical of *L. europaeus*, and states 2 have small frequencies shared by the two species or appearing exclusively in only one species. According to Fig. 3 the most typical specimens in the case of *L. corsicanus* are ch, ce, ca, cj, and cf, and eb, ej, ee, ef, and ed in the case of *L. europaeus*. All these specimens are the most distant on the plot and are projected near the states that are more important in the separation, particularly those related to axis 1.

Dental characters

The morphological pattern of enamel in the dentition of *L. europaeus* and *L. corsicanus* was studied on the basis of the characters of I1/, P2/, P3/ and P/3 cross-sections. The general characteristics of these teeth are rather similar in the two species as is the rule among species of the genus. I1/ is rectangular with a shallow anterior subcentral simple groove separating two lobes which have a circular contour, the lingual one being only somewhat narrower than the labial one. P2/ has a triangular-like shape with three main anterior grooves, being from right to left in a right tooth mesoflexus, paraflexus (the deepest one), and hypoflexus. These main entrants are, respec-

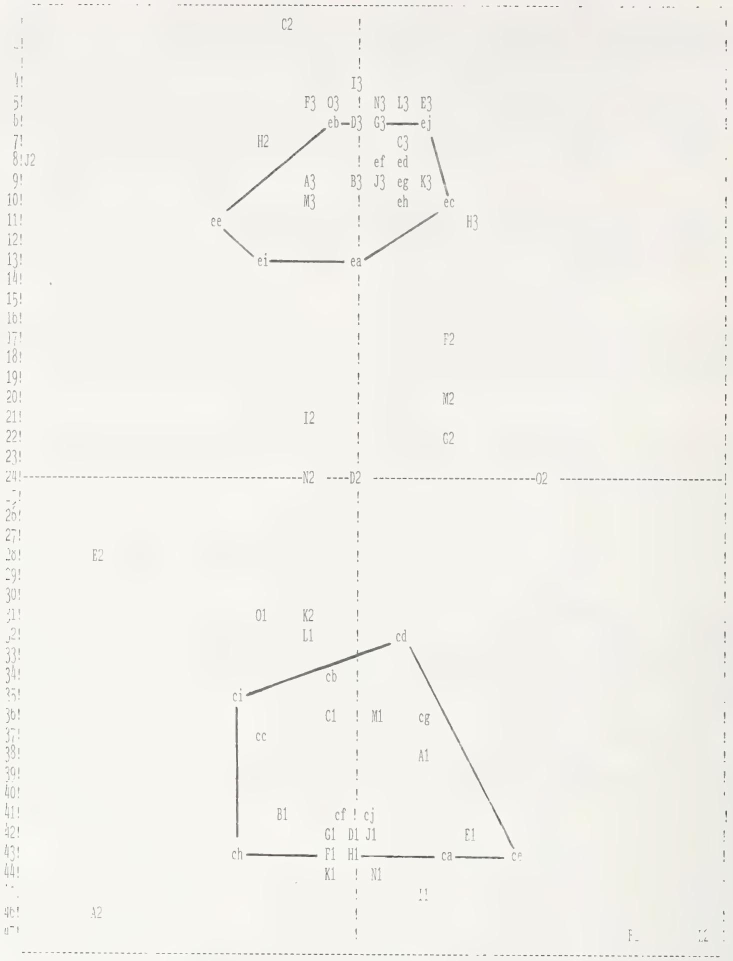


Fig. 3: Projection of the frequencies corresponding to the skull character states of *L. corsicanus* and *L. europaeus* specimens in relation to axes 1 (vertical) and 2 (horizontal) of the correspondence factor analysis. Couples of lower case letters represent the specimens of each species (e = *L. europaeus*; c = *L. corsicanus*; a, b, c . . . = same specimens and order as in Table 5) and upper case letters followed by numbers 1, 2, 3 represent the skull character states.

tively, between postcone and lagicone, lagicone and mesial hypercone, and mesial hypercone and distal hypercone. P3/ is also rectangular with a noteworthy transversal groove, the hypoflexus, that is open on the lingual side and crosses the tooth from one side to the other nearly reaching the labial wall. The hypoflexus has a fluted enamel structure especially on the anterior edge. Finally, P/3 has a subcircular shape with a deep anteroflexid separating anteriorly the two anteroconids, a slight but wide protoflexid on the labial side separating the labial anteroconid of the protoconid, and a long tranversal hypoflexid open to the labial side that nearly reaches the lingual

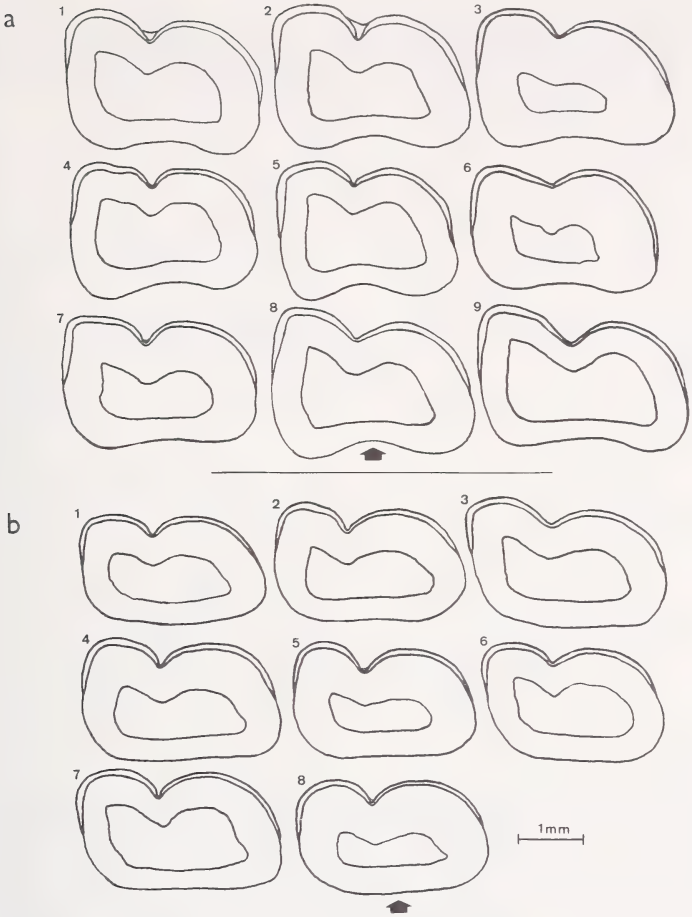


Fig. 4: Posterior cross section of several first upper incisors of adult *L. europaeus* (a) and *L. corsicanus* (b). a: 1 — MZ 10871 (dupl), 2 — MZ 10873; 3 — MZ 10874, 4 — MZ 11523, 5 — MZ 11524, 6 — MZ 11525, 7 — MZ 11527, 8 — MZ 11597, 9 — MZ 11598; b: 1 — BM 78.7.3.4, 2 — MZ 10870, 3 — MZ 10871, 4 — MZ 11526, 5 — MZ 11588, 6 — INBS 3830, 7 — AMNH 160956, 8 — AMNH 160959. The arrow points to the posterior contour of the section which has a different shape in each species.

wall and separates the protoconid from the hypoconid. The lingual and posterior margins of this tooth are normally rounded, lacking any entrant except for the small paraflexid that is located in antero-lingual position.

Despite the general resemblance of *L. europaeus* to *L. corsicanus*, there are some dental characters that allow a distinction to be made. Below I describe seven characters. Specimen data are summarized in Table 7.

A) **Posterior contour of the I1/ cross-section** (Fig. 4). — The shape of this tooth determines one of the biggest morphological differences between *L. europaeus* and *L. corsicanus* and also enables us to distinguish between *L. corsicanus* and many other hare species. In *L. corsicanus*

Table 7: Dental character states of adult *L. corsicanus* and *L. europaeus* specimens. Characters represented by uppercase letters and states 1, 2, 3 are described in the text; columns r and l correspond to the right and left teeth. Asterisks indicate specimens belonging to relative age class III which have been added to increase the samples in both species.

L. corsicanus

Characters

	A		B		C		D		E		F		G	
Specimens	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l
MF 10870	2	2	1	1	1	-	1	1	1	1	1	1	1	1
MF 10871	1	1	1	1	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1
MF 11526	1	1	1	1	1	-	1	1	1	1	1	1	2	1
MF 11588	1	1	1	1	1	-	1	1	1	2	1	1	1	1
BM 8.9.30.1	-	-	3	2	1	-	1	-	1	-	1	-	3	-
BM 78.7.3.4	1	1	1	1	1	-	1	1	2	1	1	1	1	1
BM 98.2.9.1	-	-	1	1	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1
BM 19.7.7.2341	-	-	1	1	1	-	1	1	1	1	1	1	3	3
AMNH 160956	1	1	2	1	1	-	2	2	1	2	1	1	1	1
AMNH 160959	1	1	1	1	1	-	1	1	2	2	2	2	1	1
INBS 3830 *	1	1	1	1	1	-	1	1	1	1	1	1	1	1

L. europaeus

Characters

	A		B		C		D		E		F		G	
Specimens	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l
MF 10871 dupl	3	3	3	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MF 10872	-	-	1	3	3	-	3	3	1	1	2	2	1	1
MF 10874	3	3	3	3	3	-	3	3	3	3	1	1	1	1
MF 11523	3	3	3	3	1	-	1	2	2	2	2	1	3	1
MF 11525	3	3	3	3	1	-	3	3	3	3	3	3	3	3
MF 11527	3	3	3	3	-	3	1	1	2	2	3	3	2	1
BM 98.10.2.18	-	-	3	3	3	-	3	3	2	3	1	2	3	3
BM 98.10.2.19	-	-	3	3	2	-	2	2	1	2	1	2	1	1
BM 19.7.7.2486	-	-	3	3	-	1	1	1	3	2	1	1	1	1
USNM 153400	-	-	3	3	3	-	1	1	3	3	1	2	3	3
MF 10873 *	3	3	-	-	2	-	3	2	1	2	3	2	3	3
MF 11524 *	3	3	3	3	1	-	3	-	2	-	1	-	3	-
MF 11597 *	3	3	2	2	1	-	3	3	1	3	3	3	3	3
MF 11598 *	3	3	3	3	3	-	3	3	1	1	3	2	2	2

the posterior contour of the cross-section of this tooth is generally flat or slightly convex (state 1) while in *L. europaeus* it is always concave (state 3). The slightly concave morphotype (state 2) is very rare in *L. corsicanus.*

B) **Size of postcone and lagicone of P2/** (Fig. 5, a). — This character represents another important difference between the two species. In most specimens of *L. corsicanus* the postcone protrudes farther than the lagicone (state 1) while in specimens of *L. europaeus* the postcone usually protrudes less than the lagicone (state 3). State 2 representing specimens of both species in which both lagicone and postcone protrude to the same degree is very rare.

C) **Crenulation on the posterior edge of the P3/ hypoflexus** (Fig. 5, b). — In *L. europaeus* there frequently is a deep and oblique entrant on the posterior edge of the P3/ hypoflexus,

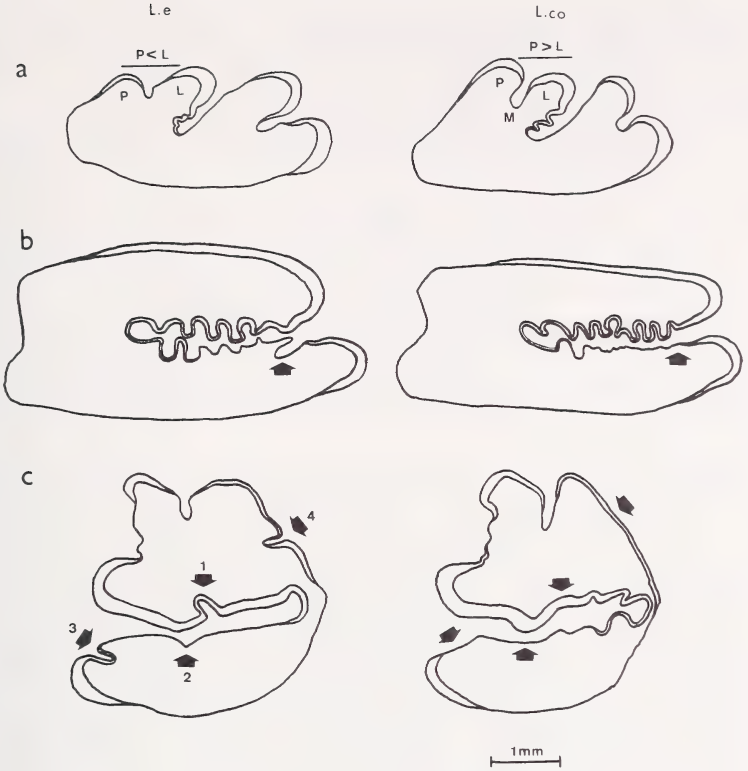


Fig. 5: Details of the occlusal surface of the second upper premolar (P2/), third upper premolar (P3/), and third lower premolar (P/3) of adult specimens of *L. europaeus* and *L. corsicanus* showing some dental characters of taxonomic relevance. a: P2/ (right side) P = postcone, L = lagicone, M = mexoflexus; b = P3/ (right side) the arrow shows the crenulation of the posterior edge of the P3/ hypoflexus; c: P/3 (left side) 1 = centroflexid on the anterior edge of the P/3 hypoflexid, 2 — slight crenulation on the posterior edge of the P/3 hypoflexid, 3 — crenulation on the internal side of the P/3 hypoconid, 4 — paraflexid on the antero-lingual border of P/3. Drawings of *L. europaeus* (left) correspond to specimens MZ 11525, USNM 153400, MZ 11525, and drawings of *L. corsicanus* (right) correspond to specimens MZ 11588, MZ 11526, and BM 78.7.3.4, from above to below, respectively.

oriented through the opening of the groove (state 3), while this deep crenulation was not found in *L. corsicanus* (state 1). Two specimens of *L. europaeus* show a slight crenulation (state 2).

D) **Centroflexid on the anterior edge of the P/3 hypoflexid** (Fig. 5, c, 1). — *L. europaeus* sometimes has a large centroflexid (state 3) and normally a smaller but differentiated centroflexid (state 2) occupying a medial position on the anterior edge of the P/3 hypoflexid. This groove appears to be a different structure from the typical inflexion shown by hares resulting from the primitive connection between trigonid and talonid. In most cases, *L. corsicanus* lacks the centroflexid (state 1), while state 3 was not found in this species.

E) **Slight crenulation on the posterior edge of the P/3 hypoflexid** (Fig. 5, c, 2). — In *L. europaeus* there frequently is a small but well-defined crenulation occupying a central position on the posterior edge of the P/3 hypoflexid (state 3) while in *L. corsicanus* this crenulation is normally absent (state 1), being slightly apparent (state 2) in very few cases.

F) **Crenulation on the internal side of the P/3 hypoconid** (Fig. 5, c, 3). — *L. europaeus* may exhibit a deep and oblique entrance on the internal side of the P/3 hypoconid (state 3), oriented to the hypoflexid opening. This entrance is normally absent in *L. corsicanus* (state 1) and, if present, is never deep (state 2).

G) **Paraflexid or parafosetid on the antero-lingual border of P/3** (Fig. 5, c, 4). — The frequency in *L. europaeus* of a deep paraflexid or parafosetid in P/3 (state 3) was double that in *L. corsicanus* which lacks the paraflexid in most cases (state 1). Cases of slight paraflexid (state 2) were rare in both species.

Another morphological difference found between the two species as regards dentition is also related to the shape of the I1/ cross section. In *L. europaeus* the shape is more square while in *L. corsicanus* it is more rectangular (Fig. 4). The difference is due to the fact that *L. corsicanus* has relatively larger measurements of first upper incisor section width (FUISW) than *L. europaeus*, while the figures for section length (FUISL) are correlated with skull size. This point is supported by the data in Table 4 showing that there is a strong overlap in FUISW values while the means for FUISL differ very significantly.

The statistical results of the comparison of the frequencies of dental characters for each species are presented in Table 8 where figures of X^2 and significance level are given. Two of the seven characters studied have high X^2 values and low probabilities suggesting that the frequencies corresponding to the two species make a significant difference between them. These characters are the posterior contour of the I1/ cross section and the size relationship between postcone and lagicone of P2/.

The results of a factor correspondence analysis based on the frequencies table corresponding to the 7 dental characters in each species are plotted in Fig. 6. This plot corresponds to the projections on axes 1 and 2 that display the maximum difference between species. The projections belonging to the specimens are enclosed in the contour line and it can be seen that the two taxa are separated without overlap. Axis 1 explains 30.78 % of the variance and contributes most to species differentation, character states B1, A1, A3, D3, F1, and B3 being the most important in that order. Axis 2 explains 16.88 % of the variance, B2, C2, F3, F2, D2, E3, and E2 being the most important character states. States 1 are typical of *L. corsicanus*, states 3 are typical of *L. europaeus*, and states 2 are those with small frequencies shared by the two species or appearing exclusively in only one species. According to Fig. 6 the most typical specimens of each species are ci, ca, cb, and cg in the case of *L. corsicanus*

Table 8: Statistical comparison of frequencies corresponding to the dental character states of *L. corsicanus* and *L. europaeus*. Frequencies used for the analysis correspond to columns Ar, Bl, Cr+l, Dr, Er, Fr, and Gr, which have the minimum number of missing data.

Character	X^2	Significance level
A	17.000	***
B	21.315	*** (2)
C	9.244	**
D	10.478	**
E	5.682	ns
F	5.400	ns
G	4.308	ns

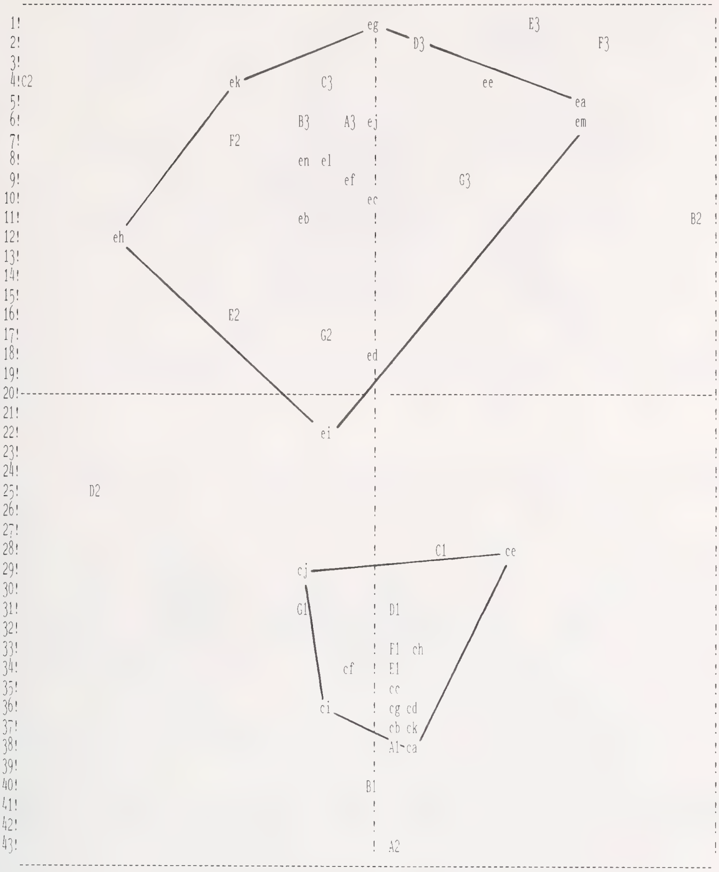


Fig. 6: Projection of the frequencies corresponding to the dental character states of *L. corsicanus* and *L. europaeus* specimens in relation to axes 1 (vertical) and 2 (horizontal) of the correspondence factor analysis. Couples of lower case letters represent the specimens of each species (e = *L. europaeus*; c = *L. corsicanus*; a, b, c . . . = same specimens and order as in Table 7) and upper case letters followed by numbers 1, 2, 3 represent the projections of the dental character states.

and ek, ea, em, ee, and eg in the case of *L. europaeus*. All these specimens are the most distant in the plot and are projected near the more important states in the separation, particularly those related to axis 1.

Pelage characters

L. europaeus and *L. corsicanus* differ in several pelage characters of taxonomic importance although the overall appearance of these two species seems fairly similar. Information regarding this chapter is complete only for the color of the centrodorsal hair for which the data were taken for the whole set of specimens of the two species. For the other characters the analysis is based on data of some specimens chosen as representative of those belonging to each species.

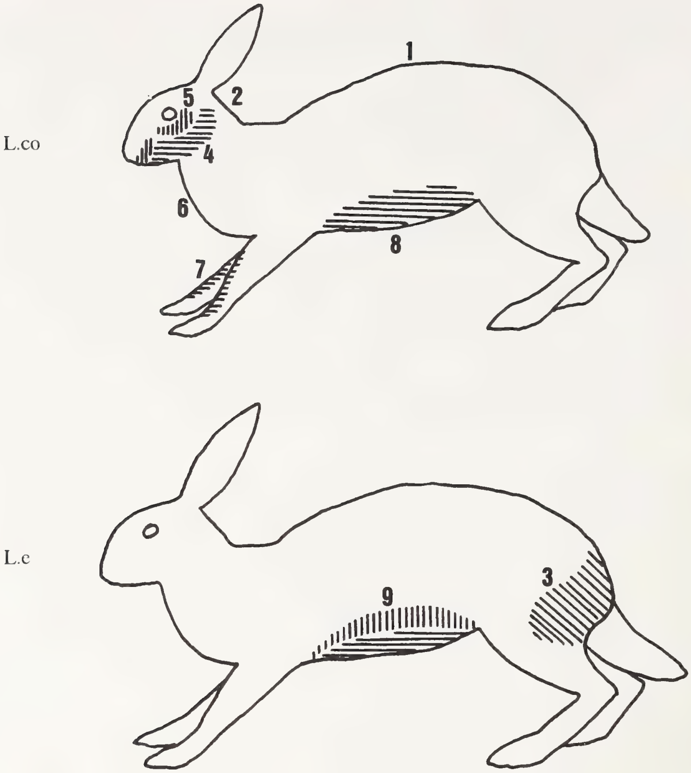


Fig. 7: Position of different winter pelage characters of taxonomic relevance to distinguish between adults of *L. corsicanus* and *L. europaeus.* 1 — centrodorsal hair, 2 — nape, 3 — rump, 4 — facial band, 5 — subocular patch + whiskers patch, 6 — collar, 7 — inner surface of forelimbs, 8 — ventral white, 9 — transitional fringe between back and belly. See comments in text.

A) **Centrodorsal hair** (Fig. 7, 1). — As regards the color of the centrodorsal hair, there are differences in the dominant hair bands as well as in the underfur bands, but the dominant hair has some variation in *L. corsicanus* and only the underfur color provided definitive conclusions on the species distinctiveness.

1) Dominant hair. — As indicated above, analysis of dominant hair needs further study but there are some differences which deserve to be typified now. The adults of the two species are very similar with respect to the length and the color of the bands, except at the base of the hair. In the upper part of the hair there is a black tip which is common to the two species; below there is a subterminal ring that is pinkish buff in *L. corsicanus* and cream buff in *L. europaeus*, and then there is a wide fringe of black color occupying the middle part of the hair, which is also present in the two species. Under this black central zone, in *L. corsicanus* there is a narrow pinkish buff band and below is the base of the hair which is white, sometimes with a slight brown tone. The last two bands are present on *L. corsicanus* specimens MF 11526, MF 11590, BM 78.7.3.4, BM 98.2.9.1, AMNH 160959, MNHN 1919-670. The specimens belonging to *L. europaeus* always have a long grey base under the central black band. However, the dominant hair has some variability in *L. corsicanus*, and some specimens have a pale grey base (MF 10870, MF 11588, MF 10871, MF 11592 and AMNH 160956). It is likely

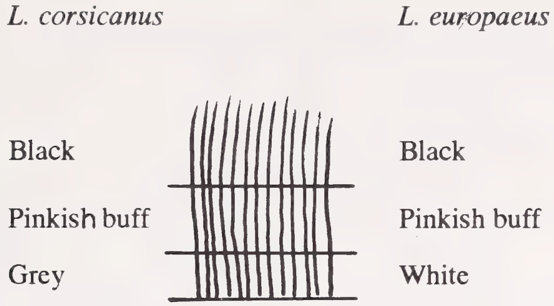


Fig. 8: Drawing that illustrates the color characteristics of the underfur of *L. corsicanus* and *L. europaeus* adults in winter pelage. The color of the base is a discriminant character between the two species.

that there is a moulting, seasonal or age influence on this character. It may also be a polymorphic character. Thus, the current state of knowledge does not allow species separation in all specimens.

2) Underfur (Fig. 8). — The adult specimens of *L. corsicanus* have three well-differentiated bands, the grey basal one, the intermediate pinkish buff band with some cinnamon-buff effect, and the black upper band. All *L. corsicanus* specimens conform to this description which can be checked in specimens MZ 10870, MF 10871, MF 11526, MF 11588, MF 11590, MF 11592, BM 78.7.3.4, BM 98.2.9.1, MNHN 1919-670, AMNH 160956, and AMNH 160959.

As regards the underfur color of *L. europaeus*, most of the adult specimens have two well-defined bands, the white basal one and the upper band which is black. In a few specimens there is a third band positioned between the other two but hardly detectable. It is of the same color as the medial band of *L. corsicanus* but is less marked than in the latter species. The underfur color description of *L. europaeus* can be checked in specimens MZ 10872, MF 10874, MF 11585, MF 11586, MF 11591, MF 11594, MF 11595, BM 98.10.2.18, BM 98.10.2.19, and USNM 153400. The *L. europaeus* specimens with a somewhat perceptible medial pinkish buff band are MF 11585, MF 11586.

It is likely that the old skins of *L. europaeus* may have partially or totally lost the color of the intermediate band of the underfur which is normally rich in color in fresh specimens. However, there could be a big difference between *L. corsicanus* and *L. europaeus* as regards this intermediate band. Comparing old skins of the two species in the MZ collection stored under the same conditions for over one hundred years, all the specimens belonging to *L. corsicanus* still display a wide and richly colored band while in *L. europaeus* this band is scarcely perceptible or absent.

Looking at the base of the centrodorsal hair of adult specimens, in *L. europaeus* the contrast between the white base of the underfur and the grey base of the dominant hair is noteworthy, and in *L. corsicanus* the contrast between the grey base of the underfur and the white base of the dominant hair, except in specimens of *L. corsicanus* with a grey base in the dominant hair.

However, the color of the base of the underfur is a stable and discriminant character and, consequently, very useful for differentiating between adult specimens of *L. europaeus* and *L. corsicanus*. Juvenile *L. europaeus* also have a grey base in the underfur, as is the case, for instance, in specimens MF 11584, MF 11587. The grey color must turn to white at an early stage in *L. europaeus*. The specimen USNM 153399, belonging to relative age III, already has a white base.

B) **Nape** (Fig. 7, 2). — There is a very noticeable difference between the two species as regards nape color bands. In *L. corsicanus* the hair on the nape has a wide blackish base, for instance in the holotype specimen BM 78.7.3.4, while in *L. europaeus* the basal fringe is short and grey, for example in specimen USNM 153400.

C) **Rump** (Fig. 7, 3). — In *L. europaeus* there is a conspicuous patch of grey over the rump in winter pelage. This patch is due to the mixed effect of the subterminal and terminal rings of the dominant hair which are white and black, respectively. *L. corsicanus* does not have this conspicuous patch because the subterminal ring of the dominant hair over the rump does not turn to white in winter as in *L. europaeus*. On the contrary, it remains nearly the same color as the rest of the dominant hair of the dorsal pelage.

In *L. corsicanus* the rump color is normally somewhat lighter than the back as in other hare species but this is because the terminal and medial bands of the dominant hair and the upper band of the underfur have less black or are not so dark in the rump region as in the center of the back where they are intensely black. Specimens AMNH 190956, AMNH 160959 of *L. corsicanus* in winter pelage display an almost uniform back with a rump hardly distinguishable by the change of color from the rest of the upper parts while specimen MF 11586 belonging to *L. europaeus* displays a noticable grey patch on the rump.

D) **Facial bands** (Fig. 7, 4). — *L. corsicanus* usually shows a greyish white facial band on both sides of the head in winter pelage, extending from the preocular patch to the lower base of the ears, over the lower cheeks. Specimens MNHN 1919-670, MF 11592, BM 78.7.3.4, BM 8.9.30.1, BM 98.2.9.1, BM 98.2.9.2 are normal representatives of this character. These facial bands are not present in most specimens of *L. europaeus*. In the Italian sample only specimen MF 11586 with strongly marked winter pelage as revealed by the conspicuous grey patch on the rump has a kind of facial band but not as extensive and with the same pattern as in *L. corsicanus*.

E) **Subocular patches** (Fig. 7, 5). — The Corsican hare displays a conspicuous ochraceous-tawny patch extending underneath and behind the eye which is more obvious in winter pelage because of the marked contrast with the white facial patch; it is not present in *L. europaeus*. This character was already noticed by de Winton (1898) as one of the peculiarities of *L. corsicanus*. Specimens BM 8.9.30.1 and MNHN 1919-670 of *L. corsicanus* are very representative as regards this character. A smaller patch of the same color is also present in the whisker area of *L. corsicanus*.

F) **Collar** (Fig. 7, 6). — The collar is very uniform in color in the two species, having a marked vinaceous tonality in *L. europaeus* which varies between light vinaceous cinnamon and cinnamon-buff, and a marked buff tonality in *L. corsicanus*, which varies from pinkish buff to cinnamon-buff. Representative specimens are MF 10874, MF 11593, MF 11594 of *L. europaeus* and BM 98.2.9.1, BM 13.1.900, BM 78.7.3.4 of *L. corsicanus*.

G) **Inner surface of forelimbs** (Fig. 7, 7). — In *L. corsicanus* there is a well-marked light buff area in the inner side of the forelimb contrasting with the clay color of the outer surface, while in *L. europaeus* the inner buff area is less marked and the color of the forelimb is almost uniform clay-sorrel.

H) **White hair extension in underparts** (Fig. 7, 8). — The area of white pelage on the underparts is more extensive in *L. corsicanus* than in *L. europaeus*, basically because *L. corsicanus* lacks the transitional fringe between dorsal and ventral pelage that is typical in *L. europaeus*. Specimens BM 78.7.3.4, BM 8.9.30.1, BM 98.2.9.1, BM 98.2.9.2, MF 10870, MF 11592 are representative examples of *L. corsicanus*.

I) **Transitional pelage between back and belly** (Fig. 7,9). — In *L. europaeus* there is always a transitional fringe on the sides separating the dorsal and ventral pelage. It is very uniform in color, varying between light vinaceous cinnamon and vinaceous cinnamon. In *L. europaeus* specimen USNM 153400 this character is very well represented. As stated previously, *L. corsicanus* lacks this band and presents a marked contrast between the dorsal and ventral pelage. Specimens quoted in the previous section are also typical examples of this character in *L. corsicanus*.

Geographic distribution

Fig. 9 shows the geographic localities appertaining to all the studied specimens for *L. europaeus* and *L. corsicanus*. The localities of *L. europaeus* show that up to the end of the 19th century this species occupied the northern part of the Italian Penin-

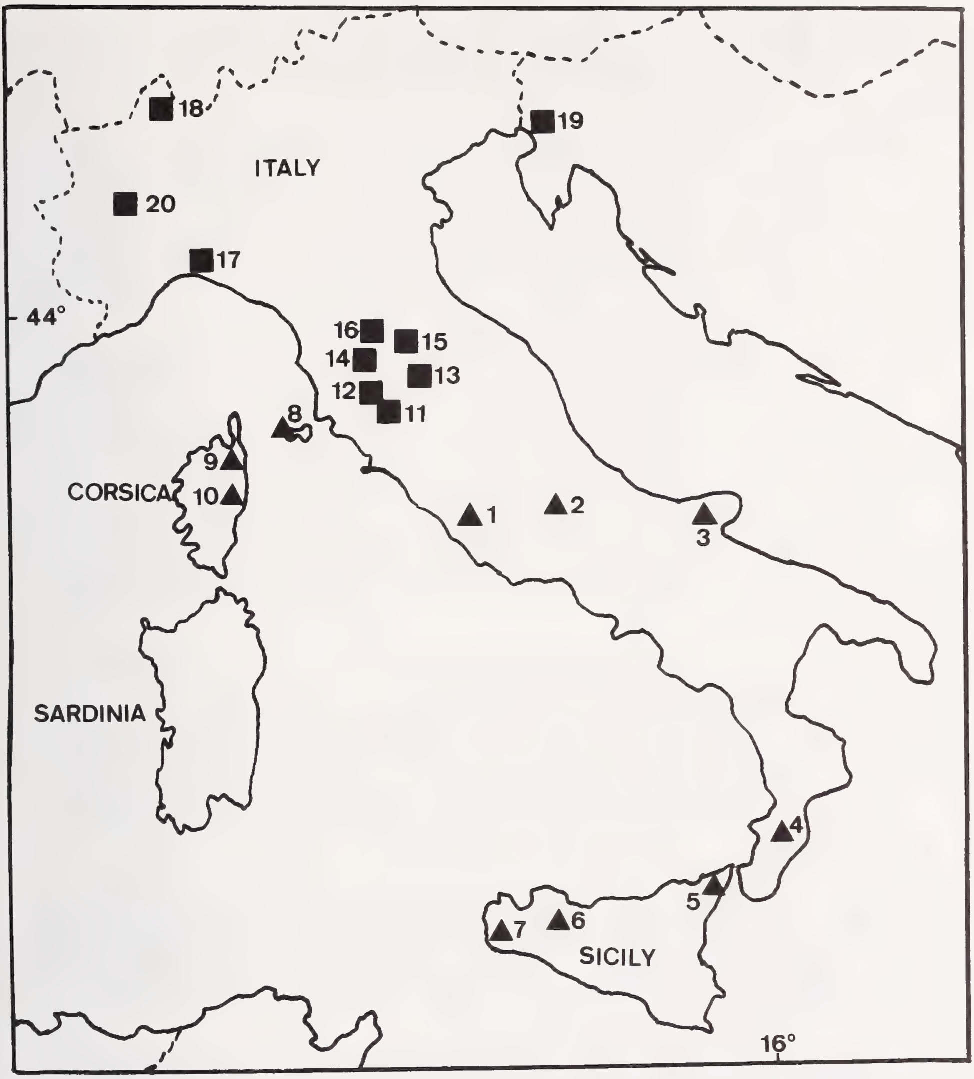


Fig. 9: Evidence on the pattern of distribution of indigenous hares in Italy based on localities of museum specimens. Localities of *L. europaeus* (black squares) correspond to specimens collected in the 19th century, and localities of *L. corsicanus* (black triangles) correspond to all the available specimens in collections, some of them belonging to this century. 1 — surroundings of Rome, 2 — Lago Fucino, 3 — Monti di Gargano, Foggia, 4 — Mongiana, 5 — Saponara, 6 — Vicari, 7 — Marsala, 8 — Isola d'Elba, 9 — Bastia, 10 — Aleria, 11 — San Casciano di Bagni, 12 — Siena, 13 — Arezzo (Alpe de la Luna), 14 — Gabbiano, Camugliano, Bientina, 15 — Rassina, 16 — Maiano, Firenze (Florence), 17 — Genova, 18 — Domodossola, 19 — Trieste, 20 — Torino (Turin).

sula and the localities of *L. corsicanus* indicate that this species occupied the southern part of the Italian Peninsula, Sicily, Corsica and Elba Island.

It is likely that this parapatric pattern corresponds to the natural distribution of the species, with probably a contact zone existing between Siena and Rome. These localities are the most southerly and the most northerly points, respectively, of *L. europaeus* and *L. corsicanus.*

The Corsican hare appears to be originally from the southern part of the Italian Peninsula where this species probably was geographically confined after the expansion of *L. europaeus* throughout Europe. The distribution of *L. corsicanus* in Sicily could be the result of introduced hares as is the case in Corsica where, according to Vigne (1988), hares were released no later than in the 16th century. This could also be the case of Elba Island from where the only known specimens are to be found in the Museum La Specola in Florence (MF).

Current *L. europaeus* distribution in Italy does not conform to the natural situation because of artificial introductions carried out throughout Italy from the beginning of the 20th century. The present distribution of *L. corsicanus* in Italy is not well known and this species could be in frank regression as a result of hunting and habitat reduction by *L. europaeus* introduced from other European countries. The capture of two *L. corsicanus* specimens in Catanzaro in 1974 and 1975 (INBS collection) suggests that this species could still exist in some mountainous parts of southern Italy. In Corsica, Vigne (1988) reports the decline of *L. corsicanus*, also due to hunting and the introduction of *L. europaeus.*

Phenetic relationships amongst SW European hares

To assess the phenetic relationships existing among *L. corsicanus*, *L. europaeus*, *L. castroviejoi* and *L. granatensis* a stepwise discriminant analysis using the 29 skull variables was carried out. The *L. europaeus* and *L. corsicanus* specimens are those from Italy. The *L. granatensis* specimens were caught in Palencia and Cádiz provinces while the *L. castroviejoi* specimens were caught in Palencia, León and Asturias provinces, all in Spain.

The analysis was checked to determine if the groups were different. The MANOVA test shows an F value of 33.42 ($P < 0.0001$) which means that the differences among groups are very significant. Missing values were estimated and included in a analysis after making a stepwise estimation within species which provides a value for each variable case using only the correlated variables.

The analysis was able to produce a discriminant function with 5 of the 29 variables (MMPH, DFZ, TBW, WSP, and TL). The classification matrix indicates that 100 % of the specimens were classified correctly into the groups according to the classification function. However, the jacknife classification matrix indicates that 97.6 % of

Table 9: F values computed from the Mahalanobis D^2 statistics that test the equality of group means for each pair of groups in the stepwise discriminant analysis based on skull size variables. Group means are plotted in Fig. 10.

	L. corsicanus	*L. europaeus*	*L. castroviejoi*
L. europaeus	56.02		
L. castroviejoi	14.97	45.31	
L. granatensis	34.98	29.93	42.74

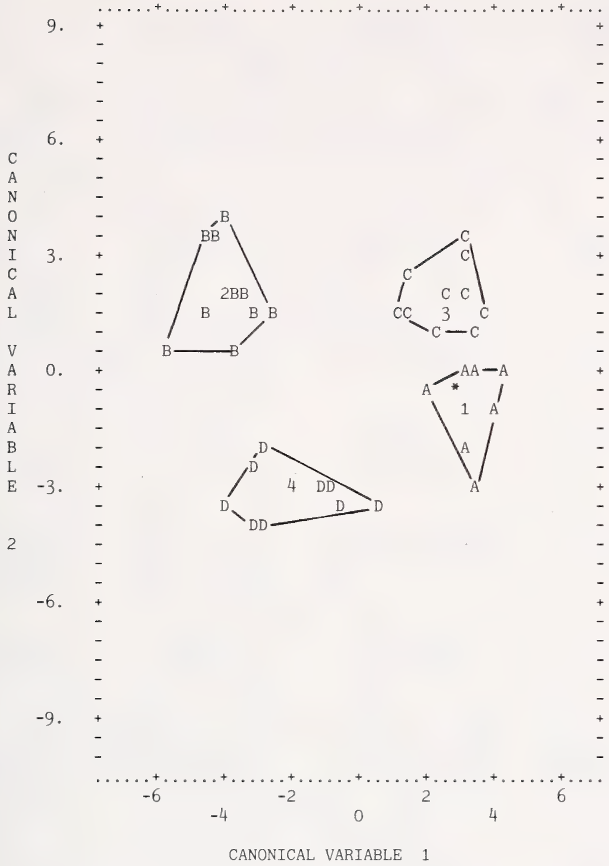


Fig. 10: Scatter plot for the first two canonical variables of the stepwise discriminant analysis carried out using skull variables of SW European hares. Group A represents specimens of *L. corsicanus*, B of *L. europaeus*, C of *L. castroviejoi*, and D of *L. granatensis*. 1, 2, 3, and 4 are the group means on which the test of equality showed in Table 9 is based.

the specimens were classified correctly into the groups, 100 % of *L. europaeus*, *L. castroviejoi* and *L. granatensis*, and 90 % of *L. corsicanus*, because one specimen of this species was mistaken for *L. castroviejoi*.

Dispersion scattergrams for the first two canonical variables of the discriminant-function analysis (Fig. 10) showed no overlapping in the phenotypes of the four species. The total variance explained by the first two canonical variables was 90.8 %. Canonical variable 1 explains 61.6 % of the variance and separates *L. corsicanus* and *L. castroviejoi* from *L. europaeus* and *L. granatensis*. Canonical variable 2 explains 29.2 % of the variance and separates *L. granatensis* and *L. corsicanus* from *L. castroviejoi* and *L. europaeus*.

Table 9 shows the test of equality of group means for each pair of groups. *L. europaeus*—*L. corsicanus* are the most differentiated species with a value of 56.02.

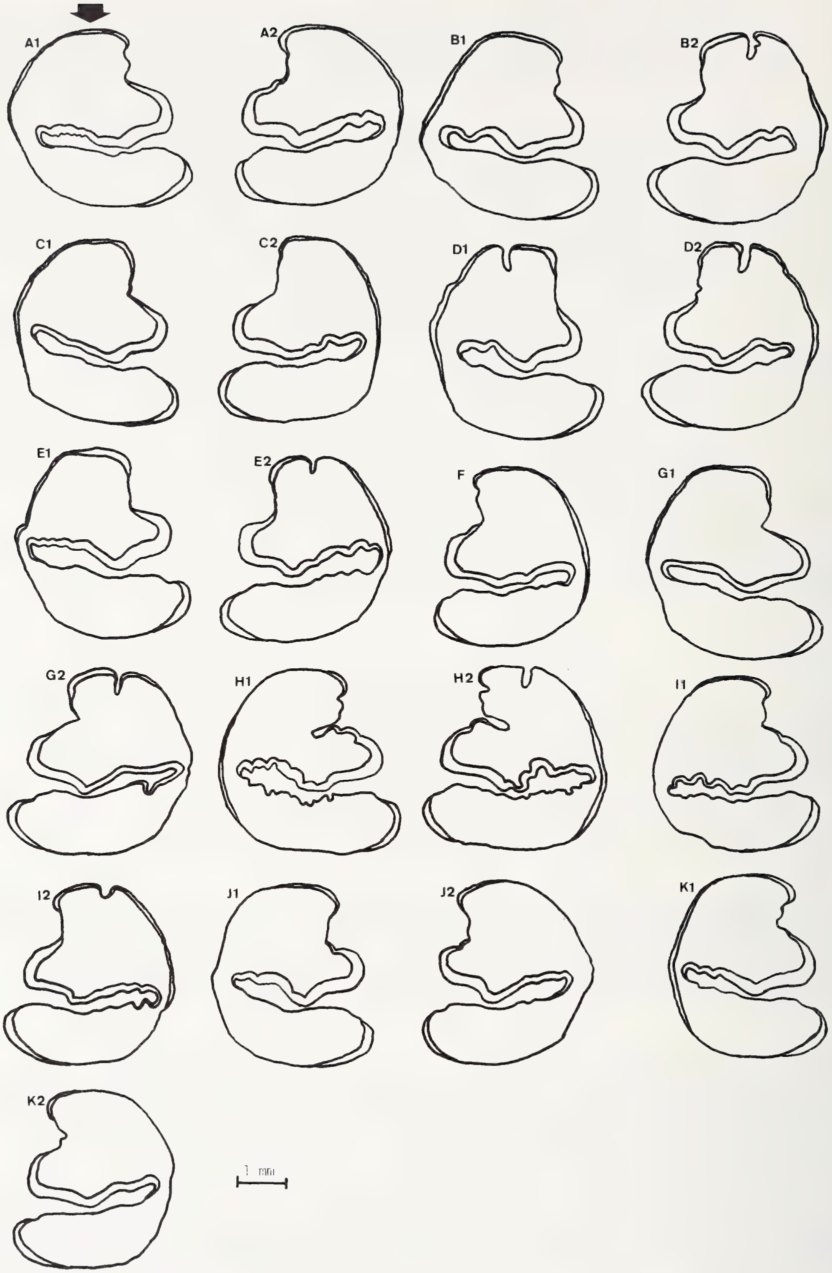

A1
A2
B1
B2
C1
C2
D1
D2
E1
E2
F
G1
G2
H1
H2
I1
I2
J1
J2
K1
K2
1 mm

Fig. 11: Camera lucida drawings of occlusal sections of P/3 of several adult specimens of *L. castroviejoi*. A1 and A2 — UZA 1983.10.24.02 (right and left), B1 and B2 — UZA 1983.10.28.01, C1 and C2 — UZA 1983.10.28.02, D1 and D2 — UZA 1983.10.28.03, E1 and E2 — UZA 1983.11.16.01, F — UZA 1983.11.16.03 (left), G1 and G2 — UZA 1983.11.19.01, H1 and H2 — UZA C2/86, I1 and I2 — UZA C3/86, J1 and J2 — UZA C4/86, K1 and K2 — UZA C5/86.

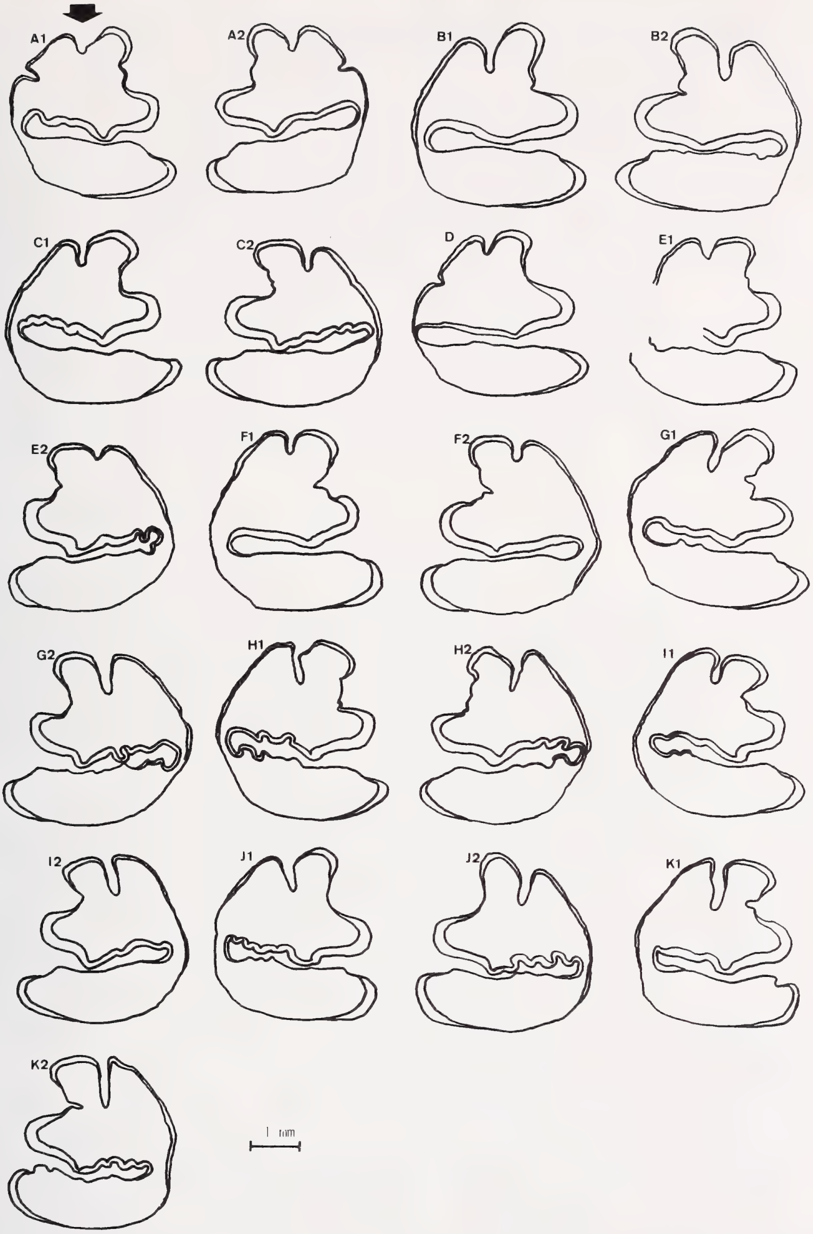

A1
A2
B1
B2
C1
C2
D
E1
E2
F1
F2
G1
G2
H1
H2
I1
I2
J1
J2
K1
K2
1 mm

Fig. 12: Camera lucida drawings of occlusal sections of P/3 of different adult specimens of *L. corsicanus*. A1 and A2 — BM 19.7.7.2341, B1 and B2 — BM 98.2.9.1, C1 and C2 — BM 78.7.3.4, D — BM 8.9.30.1 (right), E1 and E2 — MZ 10870, F1 and F2 — MZ 10871, G1 and G2 — MZ 11526, H1 and H2 — MZ 11588, I1 and I2 — INBS 3830, J1 and J2 — AMNH 160956, K1 and K2 — AMNH 160959.

This distance is near that existing between *L. europaeus—L. castroviejoi* (45.31) and *L. castroviejoi*—L. granatensis (42.74). The least differentiated species according to the selected variables are the pairs L. corsicanus—*L. granatensis* (34.98), *L. europaeus—L. granatensis* (29.93), and *L. castroviejoi—L. corsicanus* (14.97). Thus, this last pair shows the biggest phenetic similarity according to the analysis. The affinity between *L. corsicanus* and *L. castroviejoi* is supported by other kinds of information such as skull morphology and pelage color and pattern. However, they show some important morphologic differences, particularly as regards the enamel structure of P/3 where *L. castroviejoi* shows unique characters within the context of the genus *Lepus* and *L. corsicanus* resembles the other European species. Fig. 11 and 12 show different P/3 drawings of *L. castroviejoi* and *L. corsicanus* corresponding to adult specimens in which the lack or extreme smallness of the anteroflexid in *L. castroviejoi* is noteworthy in comparison with the regular *Lepus* anteroflexids of *L. corsicanus.* It is also noteworthy that in P2/ *L. castroviejoi* usually has a very slight mesoflexus while *L. corsicanus* normally has a well-defined mesoflexus as in Fig. 5, a.

Discussion

All the comparative analyses made in this paper provide clear evidence of the marked phenetic differentation between *L. europaeus* and *L. corsicanus* in Italy. A number of discriminant variables and characters exist which, without exception, separate all the specimens of each species. The maximum distinctiveness between the two species was found comparing the skull size, cranial characters, and pelage color and pattern. Therefore, the indigenous hares of Italy previously identified as *L. europaeus* are here considered to be two different species (*L. europaeus* and *L. corsicanus*).

Each species is very homogeneous morphologically. The phenetic characteristics of all the specimens of *L. corsicanus* from Corsica, Elba Island, the southern Italian Peninsula, and Sicily fully correspond to those of the holotype from Corsica which belongs to an introduced population. In the case of *L. europaeus* there is no phenetic difference between the old specimens studied in this paper and specimens recently collected in Italy, originating mostly from restocking with hares from other European countries. This finding is also supported by comparison with some brown hare specimens indigenous to other countries around Italy (Switzerland, Croatia, France, Spain) studied in different collections.

Phenetic distinction within other pairs of hare species from SW Europe has been based on similar characters (Palacios 1989). In the case of *L. europaeus* and *L. granatensis* these characters are external measurements, skull size and pelage pattern, and in the case of *L. europaeus* and *L. castroviejoi* they are mainly pelage pattern and dental morphology. In these cases geographic patterns of distribution were also parapatric (Palacios & Meijide 1979), except for the pair *L. europaeus* and *L. castroviejoi* which, having a basically parapatric pattern may also show a reduced local sympatry (Bonhomme et al. 1986). Natural geographic hare distribution patterns in Europe are now altered. This situation also affects Spain where, over the last 20 years, artificial introductions of *L. granatensis* have been made in the area of *L. europaeus.*

Biochemical characters have also been very useful to distinguish among Spanish hares (Palacios 1979, Bonhomme et al. 1986) but this kind of results is not yet available for the comparison of Italian hares.

As regards the taxonomic relationships among SW European hares resulting from the stepwise discriminant analysis based on skull measurements, the four species appear well-differentiated. *L. castroviejoi* and *L. corsicanus* are the closest but they differ significantly in some skull variables such as DFZ, TL, ENL, IFL and TBL which are smaller in *L. corsicanus*. Moreover, there are also differences in pelage color and in dental characters which are considered relevant to lagomorph phylogeny, particularly those related to the anteroflexid in P/3. On the basis of these differences I consider that it is most appropriate to maintain the species validity of *L. corsicanus* and *L. castroviejoi* pending further morphological, biochemical and molecular work.

The enamel pattern in *L. corsicanus* dentition in Italy is uniform, for instance the anteroflexid in P/3 is large in all localities, including those from Corsica, Elba Island, and Sicily and is never slight or absent as it is in *L. castroviejoi*. So it is difficult to support the view that *L. corsicanus* is the result of an old introduction of *L. castroviejoi* specimens, or vice versa, because the dental states present in this species do not exist in *L. corsicanus*. Data from Sicily do not support the idea of hare introduction by the Greeks in the fifth century BC in the terms mentioned by Corbet (1986) because there are no *L. europaeus* specimens from Sicily in collections. If the Greeks had carried out any artifical introduction in Sicily, it could have been with *L. corsicanus* specimens captured on the southern Italian mainland. However, in the current state of knowledge it is difficult to make any hypotheses regarding the presence of *L. corsicanus* in Sicily because it could have reached the island by natural means.

The present areas of *L. castroviejoi* and *L. corsicanus* seem residual. On the base of their phenetic similarity it could be hypothesized that these species probably had a common ancestor occupying a large distribution area in SW Europe before the expansion of *L. europaeus*. The paleontological material should be studied again in the light of the characters currently available permitting the species distinction, particularly those related to tooth morphology, in order to provide new light on the zoogeography and evolution of this group.

L. corsicanus is a taxon which requires revalidation as a valid species and must be added to the catalog of living mammals of the Italian Peninsula. Old World hare taxonomy is currently very confused and *L. corsicanus* was not the only example of this situation. Therefore, a great research effort to clarify the systematics of this group should be made, considering that species like *L. corsicanus* may be disguised locally and need identifying because they may be in danger of extinction.

I recommend surveying the *L. corsicanus* population in Italy and undertaking a species protection plan in the areas where this hare is still living because it seems likely that this species could be threatened at present due to intense hunting and restocking with brown hares throughout the whole of its distribution area. I hope that these comments stimulate sufficient interest in Italy and France to ensure that conservation measures and actions to save this interesting hare will be undertaken soon.

Acknowledgements

I would like to express my gratitude to Dr Maria Luisa Azzaroli (Museo Zoologico de La Specola, Firenze), Dr Michela Podestá and Dr Luigi Cagnolaro (Museo Civico di Storia Naturale, Milan), Dr Silvano Toso (Istituto Nazionale di Biologia della Selvaggina "Alessandro Ghigi", Bologna), Giuliano Doria (Museo Civico di Storia Naturale Giacomo Doria, Genova), Dr Gordon B. Corbet, Dr Ian R. Bishop, Paula Jenkins, Jean Ingles, and Daphne Hills (The Natural History Museum, London), Dr Francis Petter and Dr Michel Tranier (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), Dr Michael Carleton (National Museum of Natural History, Washington), Dr Guy G. Musser and Wolfgang K.-H. Fuchs (American Museum of Natural History, New York) for allowing me to study specimens in the collections in their charge. I thank Dr Sebastiano Salvidio (Istituto di Zoologia della Università, Genova) and my Spanish colleagues Solis Fernández, Julio Gisbert, Gerado G. Tapia, Jorge F. Orueta, Dr Santiago Reig, Dr Paulino Fandos, Dr Annie Machordon and Laura Barrios for their help during the study of specimens and statistical work. Finally, thanks also to the Departments of International Affairs of the CSIC, CNRS, CNR, and The Royal Society for managing and financing travel fellowships to visit museum collections.

Zusammenfassung

Hasen von der italienischen Halbinsel und Sizilien werden üblicherweise einer einzigen Art (*Lepus europaeus* Pallas, 1778) zugeordnet. Eine taxonomische Untersuchung, basierend auf Größe, Morphologie und Fellmerkmalen autochthoner Exemplare aus Museumssammlungen, ergibt dagegen, daß sie zwei verschiedenen Arten zugehören (*L. europaeus* und *L. corsicanus* de Winton, 1898). Die Kartierung der Fundorte beider Hasen zeigt, daß sie natürlicherweise parapatrische Areale einnahmen, *L. europaeus* im Norden und *L. corsicanus* im Süden Italiens, mit einer Trennungslinie zwischen Sienna und Rom. Beide Arten sind phänetisch klar getrennt, ihre Unterscheidung ist mit Hilfe univariater und multivariater Statistiken möglich. Die phänetischen Charakteristika jeder Art in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet sind bemerkenswert gleichförmig. Zwischenformen wurden nicht gefunden; Exemplare aus benachbarten Orten weisen keine intermediäre Eigenschaften auf. Bei den Unterscheidungsmerkmalen, die diese beiden Arten voneinander trennen, spielt die Farbe des Rückenunterfells adulter Exemplare eine besondere Rolle, die bei *L. europaeus* immer weiß und bei *L. corsicanus* grau ist. Die Schädelgrößen unterscheiden sich in einigen Abmessungen, wobei *L. corsicanus* kleiner ist als *L. europaeus*. Ein wichtiges Zahnmerkmal ist die posteriore Kontur im Querschnitt des ersten oberen Schneidezahns, der bei *L. europaeus* konkav, bei *L. corsicanus* konvex ist. Statistische Vergleiche der Schädel- und Zahnmerkmale weisen hohe Chiquadratwerte und sehr geringe Ähnlichkeiten auf, was auf einen deutlichen Unterschied zwischen beiden Arten schließen läßt. *L. corsicanus* zeigt im Vergleich mit anderen SW-europäischen Hasen die größte phänetische Ähnlichkeit mit *L. castroviejoi* und die geringste mit *L. europaeus*. Die Ergebnisse lassen vermuten, daß *L. corsicanus* und *L. castroviejoi* einen gemeinsamen Vorfahren hatten, der vor der Ausbreitung von *L. europaeus* ein großes Verbreitungsgebiet in SW-Europa zwischen Italien und Spanien einnahm.

References

Angermann, R. (1983): The taxonomy of Old World *Lepus*. — Acta Zool. Fennica 174: 17—21.

Bonhomme, F., J. Fernández, F. Palacios, J. Catalan & A. Machordon (1986): Caractérisation biochimique du complexe d'espèces du genre *Lepus* en Espagne. — Mammalia 50: 495—506.

Cabon-Raczynska, K. (1964): Studies on the European Hare. III. Morphological Variation of the Skull. — Acta Theriol. 9: 249—285.

Corbet, G. B. (1986): Relationships and origins of the European lagomorphs. — Mammal Rev. 16 (3/4): 105—110.

Ellerman, J. R. & T. C. Morrison-Scott (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals (1758 to 1946). — Trust. of the Brit. Mus. (Nat. Hist.) London, 810 pp.

Flux, J. E. C. (1983): Introduction to taxonomic problems in hares. — Acta Zool. Fennica 174: 7—10.

Flux, J. E. C. & R. Angermann (1990): The Hares and Jackrabbits. — In: Chapman, J. A. & J. E. C. Flux: Rabbits, Hares and Pikas, Status survey and Conservation Action Plan, 61—94. IUCN, Gland, Switzerland.

Hoffmann, R. S. (1993): Order Lagomorpha. — In: Wilson, D. E. & D. M. Reeder: Mammal Species of the World, A taxonomic and geographic reference, 807—827. Smithsonian Institution Press, Washington and London.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. — British Museum, London, 1019 pp.

Palacios, F. (1979): Análisis cromosómico, carga de DNA y electroforesis de las proteínas de las liebres españolas. — Doñana, Acta Vert. 6: 203—215.

Palacios, F. (1989): Biometric and morphologic features of the species of the genus *Lepus* in Spain. — Mammalia 73 (2): 227—264.

Palacios, F. & M. Meijide (1979): Distribución geográfica y hábitat de las liebres de la Península Ibérica. — Nat. Hisp. 19: 1—40.

Palacios, F., J. F. Orueta & G. G. Tapia (1989): Taxonomic review of the *Lepus europaeus* group in Italy and Corsica. — Abstract of papers and posters, V ITC, Rome, 1: 189—190.

Petter, F. (1961): Eléments d'une révision des Lièvres européens et asiatiques du sous-genre *Lepus*. — Z. Säugetierk. 26: 30—40.

Ridgway, R. (1912): Color standards and color nomenclature. Washington D. C., 43 pp, LIII pl.

Toschi, A. (1965): Fauna d'Italia VII, Mammalia (Lagomorpha-Rodentia-Carnivora-Artiodactyla-Cetacea). Edizioni Calderini Bologna, 467 pp.

Vigne, J. D. (1988): Les Mammifères post-glaciaires de Corse: étude archeozoologique. 26e suppl. à Gallia Préhistoire, CNRS éd., 330 pp.

Winton, W. E. de (1898): On the Hares of Western Europe and North Africa. — Ann. Mag. Nat. Hist. London, 1: 149—158.

Dr. Fernando Palacios, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), José Gutiérrez, Abascal 2, 28006 Madrid, Spain. E-mail <mcnfp11@cc.csic.es>.

Appendix 1: *L. corsicanus* material examined

Istituto Nazionale di Biologia della Selvaggina, Bologna (INBS)

3306	Mongiana, Catanzaro, Italy, 18 Apr 1975, mounted skin, skull inside, female, juvenile.
3830	Mongiana, Catanzaro, Italy, Oct 1974, skin and skull, age III.

Museo Zoologico de "La Specola", Firenze (MF)

10870	Saponara, Milazzo, Sicily, 3 Dec 1883, mounted skin, skull, male, age IV.
10871	Vicari, Palermo, Sicily, 12 Dec 1883, mounted skin, skull, female, age IV.
11526	Aleria, Corsica, 3 Oct 1889, mounted skin, skull, male, age IV.
11588	Isola d'Elba, Italy, 25 Feb 1877, mounted skin, skull, male, age IV.
11590	Isola d'Elba, Italy, 12 Feb 1877, mounted skin, skull inside, female, adult.
11592	Foggia, Italy, 21 Feb 1908, mounted skin, skull inside, male, adult.

Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN)

1894-37	Corsica, mounted skin, adult.
1919-670	Bastia, Corsica, mounted skin, adult.
1962-2546	Corsica, 29 Sept 1910, skull, age II.

Natural History Museum, London (BM)

8.9.30.1	Surroundings of Rome, Italy, 13 Jan 1900, skin and skull, male, age IV.
19.7.7.2341	Corsica, Nov 1883, skull, age IV.
78.7.3.4	Bastia, Corsica, Jan 1875, skin and skull, male, age IV, Holotype.
98.2.9.1	Marsala, Sicily, Jan 1898, skin and skull, male, age IV.
98.2.9.2	Marsala, Sicily, Jan 1898, skin and skull, age III.

American Museum of Natural History (AMNH)

160956	Abruzzo, Lago Fucino, Italy, Dec 1935, skull, female, age IV.
160959	Monti del Gargano, Vieste, Puglia, Foggia, Italy, Dec 1933, skull, female, age IV.

Appendix 2: *L. europaeus* material examined

Museo Zoologico "La Specola", Firenze (MF)

10871 (dupl)	This skull has been extracted from the mounted *L. corsicanus* skin n. 10871 and belongs to *L. europaeus*. As the true skull of the specimen n. 10871 was already prepared in collection, I have included the *L. europaeus* skull in the study with the number 10871 (dupl), assuming that it could have a similar date to 10871 (around 1883) and could be a local specimen (probably of the surroundings of Florence). It seems likely that the *L. europaeus* skull was used to facilitate the mounting of the specimen n. 10871. The skull n. 10871 (dupl) corresponds to relative age IV.
10872	Alpe della Luna, Arezzo, Italy, 9 Nov 1885. This specimen consists of a mounted skin of *L. europaeus* with skull inside, and another skull which is prepared in collection and also belongs to *L. europaeus*. As both the mounted skin and the prepared skull have the same label data, it is likely that the mounted skin and the skull inside do not belong to the same specimen, it being possible that this second skull was used for naturalization only. Male specimen. Both the mounted skin and the prepared skull correspond to age IV.
10873	S. Casciano di Bagni, Siena, Italy, 10 Jan 1900, skull only, male, age III.
10874	Rassina, Arezzo, Italy, 31 Jan 1890, mounted skin, prepared skull, male, age IV.
11523	Maiano, Firenze, Italy, 18 Sept 1899, skull only, male, age III.
11524	S. Casciano di Bagni, Siena, Italy, 10 Jan 1900, skull only, female, age III.
11525	Gabbiano, Greve, Firenze, Italy, 23 Dec 1899, skull only, male, age IV.
11527	Surroundings of Trieste, Italy, Jan 1889, skull only, age IV.
11584	Alpi di Domodossola, Italy, Sept 1876, mounted skin, skull inside, male, juvenile.
11585	Camugliano, Toscana, Italy, 2 Nov 1880, mounted skin, skull inside, male, adult.
11586	Torino, Italy, 10 Dec 1883, mounted skin, skull inside, male, adult.
11587	Greve, Firenze, Italy, 20 Aug 1900, mounted skin. It is written on the label that this specimen has a detached skull but it is not in collection. Examining the skin it seems that the skull is not inside either. Female, juvenile.
11591	S. Maria a Monte, Bientina, Italy, 20 Sept 1883, mounted skin, skull inside, female, adult.
11594	Firenze, Italy, Jan 1873, mounted skin, skull inside, female, adult.
11595	Firenze, Toscana, Italy, Oct 1838, mounted skin, skull inside, male, adult.
11596	Firenze, Toscana, Italy, Dec 1837, mounted skin, skull inside, male, adult.
11597	Domodossola, Italy, June 1887, skull only, age III.
11598	Domodossola, Italy, June 1887, skull only, age III.
11599	Domodossola, Italy, June 1887, skull only, age II.

Natural History Museum London (BM)

19.7.7.2486	Genova, Italy, Feb 1884, skull only, age IV.
98.10.2.18	Surroundings of Siena, Italy, 2 Feb 1898, skin and skull, male, age IV.
98.10.2.19	Siena, Italy, 13 March 1898, skin and skull, male, age IV.

National Museum of Natural History (USNM)

153399	Siena, Italy, 29 Dec 1898, skin and skull, female, age III.
153400	Siena, Italy, 15 Nov 1898, skin and skull, female, age IV.

Appendix 3: Alphabetical list of abbreviations of body and skull measurements

a) **Body**

E	Ear length
HB	Head and body length
HF	Hindfoot length
T	Tail length

b) **Skull**

ANW	Anterior nasal width, taken between the prominences of the nasal processes of the incisive bones.
DPFP	Diameter of the posterior foramen palatinum.
DFZ	Diameter of foramen zygomaticus.
DIRSIM	Distance between the incisor root and sutura incisivomaxillaris.
ENL	External nasal length
FIL	Foramen incisivum length.
FIW	Foramina incisiva width.
FTL	Facial tubercle length.
FUISL	First upper incisor section length.
FUISW	First upper incisor section width.
HPMM	Height of processus muscularis mandibulae, taken between the anterior margin of processus articularis and the tip of the process, perpendicular to the margin.
INL	Internal nasal length.
LCTRL	Lower cheek-tooth row length.
MH	Mandible height.
MLCP	Mandible length, taken from the capitulum.
NPB	Narrowing of the palatine bridge.
PL	Palatal length.
PNW	Posterior nasal width.
PPW	Postpalatal width.
PZW	Posterior zygomatic width.
RIC	Radius of the first upper incisor curvature.
RW	Rostral width.
SFW	Smallest frontal width.
TBL	Tympanic bulla length.
TBW	Tympanic bulla width.
TL	Total length.
UCTRL	Upper cheek-tooth row length.
WFT	Width between facial tubercles.
WSP	Width between supraorbital processes.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 92	Bonn, Juni 1996

Book Review

Noe-Nygaard, N. (1995): *Ecological, sedimentary, and geochemical evolution of the late-glacial to postglacial Åmose lacustrine basin, Denmark.* Fossils and Strata, No. 37. pp. 1—436. Scandinavian University Press, Oslo. ISSN 0300-9491. ISBN 82-00-37656-7.

This volume is the comprehensive result of a long tradition of research on Danish Mesolithic to Neolithic sites during the last about three decades of which the authoress was involved. It is an impressive achievement, not only by its sheer size. The study is based on excavations at 4 sites in the Åmose lacustrine basin, Sjælland, East Denmark. These sites are Ulkestruplyng (Late Boreal), Kongemose (Early Atlantic), Præstelyng (Late Atlantic), and Muldbjerg (Early Neolithic). The excavations at these sites yielded a total of 16.762 vertebrate bone fragments which could be identified as belonging to 77 species (Mammalia: 23 species; Aves: 41 species; Reptilia: 1 species; Amphibia: 2 species; Pisces: 10 species). Compared to other European archaeological sites Mesolithic subfossil bone material from East Denmark is exceptionally well preserved and allows detailed analysis. The scope and detail of documentation of all data is ample and excellent, no matter whether they are presented in the text, in tables, diagrams, photos, or in Appendix 1 which gives detailed systematic descriptions of individual bone elements of the different species or Appendix 2 with detailed measurements. The study is especially important because of the wealth of geological, geographical, palaeoclimatic, palynological, palaeoecological and archaeozoological data brought together. By this means it is possible e.g. to correlate changes of the local vertebrate fauna which are documented over the time period studied with changes in e.g. climate, degree and type of plant coverage and changes in sea or lake level. Based on the extensive and well preserved bone material conclusions can be drawn on e.g. the time of the year when these sites were occupied by human hunters, the way they killed their prey animals and how they cut up the carcasses.

This volume can stand as a standard for any similar study to be undertaken in the future, despite minor oversights like e.g. the inclusion of the European pond turtle *Emys orbicularis* under the heading "various mammalian and amphibian species" in Table 8 or the listing of amphibian bone remains under the column head Anura sp. (sic!) in Tables 6 and 7. Finally, it seems worth reminding of the fact that one essential prerequiste for archaeozoological studies with the scope and the quality of the present one to be carried out and the far-reaching conclusions which can be based on them, is the continued existence of large, comprehensive and scientifically well documented collections of vertebrate skeletal material.

G. Peters (Bonn)

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 93—109	Bonn, Juni 1996

Phenetic variation in the European souslik, *Spermophilus citellus* (Mammalia: Rodentia)

Boris Kryštufek

Abstract. To describe the geographic variability in *Spermophilus citellus* (Linnaeus, 1766), thirteen cranial measurements from 229 male and 278 female animals were taken from 16 geographic samples and subjected to both univariate and multivariate analyses. One-way analysis of variance demonstrated highly significant inter-locality heterogeneity in all skull dimensions for both sexes. Similarly, the first Principal Component explained more than half of the variance within the original data set, and was considered to represent a size vector, showing a mosaic-like pattern of geographic variation. In stepwise multiple regression analyses, four climatic variables explained 83 % of the size variation observed in males, and 72 % in females; thus climate is a good predictor of general size. Ordination and clustering of size-free data showed that three peripheral populations from Poland, Slovakia, and Macedonia show phenetic (and apparently phyletic) distinctness. Although nine subspecies of the European souslik have been recognised, this is not consistent with the interlocality variation observed, and actually obscures much of the pattern of geographic variation. Skull characters, ratios and colouration were found to be of low diagnostic value, thus no formal division of the European souslik into subspecies is proposed here.

Key words. Mammalia, Rodentia, *Spermophilus citellus*, phenetics, geographic variation.

Introduction

Among the 13 Palaearctic sousliks recognised by Gromov et al. (1965), the European souslik, *Spermophilus citellus*, inhabits the westernmost part of the genus' distributional area. In the 20th century it populated the area from Bohemia in the west to the Black Sea coast in the east, and from eastern Germany and southern Poland in the north as far south as Thessaloniki and Thrace. Its preferred habitats are steppes and wooded steppes, rising from the maritime coast to an altitude of 2500 m (Gromov et al. 1965, Ružić 1978). The species' distribution is disjunct and composed of two large populations: a Pannonian and a Balkan one (Ružić 1978), separated by the Carpathians and by the Djerdap Canyon of the Danube. Small population isolates also occur in Germany, Poland, Moldavia, Macedonia, Serbia and northern Greece around the entire periphery of the species' present range. Some of these isolated populations, notably those in Germany and Poland, became extinct within the last few decades (Meczynski 1985, Stubbe & Stubbe 1994).

Although Linnaeus (1766) was familiar with the European souslik, authors as recent as Miller (1912) still considered the species to be monotypic. Eight subspecies have been described since 1929, most coming from the southern border of the species' range. A brief synopsis of the souslik's current taxonomic status is presented below.

Spermophilus citellus (Linnaeus, 1766)

1766. *Mus citellus* Linnaeus, Systema Naturae, 12 ed. I: 80.
Holotype. — Not extant. Linnaeus probably never saw the animal, relying instead on Gesner, Aldrovandi and Ray (Linnaeus 1766). An adult male housed in the Zoological Institute of the Bulgarian Academy of Sciences (No. 51/67, obtained on 4 May 1951 by K. Bauer at Neusiedl, Austria) was designated as a lectotype by Markov (1957). This is contrary to the 1985 International Code of Zoological Nomenclature and is hence invalid.

Linnaeus (1766) listed *Mus citellus* from Austria, Bohemia and Poland, with Austria being accepted as the type locality by Miller (1912). Martino & Martino (1940) considered a specimen from Wagram, Austria, as being topotypic with the nominate form, with Bauer (1960) accepting Wagram as a restricted type locality. The unsuitability of Neusiedl as a restricted type locality, as suggested by Markov (1957), was also discussed by Bauer (1960). A detailed description of Austrian sousliks is provided by Bauer (1960).

Spermophilus citellus gradojevici (Martino & Martino, 1929)

1929. *Citellus citellus gradojevici* Martino and Martino, J. Mammal. 10: 76.
Holotype. — Adult male (skin and skull), Zoological Institute, St. Petersburg 33844; from Gevgelija, Macedonia; obtained on 30 May 1928 by M. Gradojević.

Spermophilus citellus istricus (Calinescu, 1934)

1934. *Citellus citellus istricus* Calinescu, Z. Säugetierk. 9: 106.
Holotype. — None designated. Type locality: Muntenien, Romania.

Spermophilus citellus karamani (Martino & Martino, 1940)

1940. *Citellus citellus karamani* Martino & Martino, Ann. Mag. nat. Hist. Ser. 11 (5): 467.
Holotype. — Adult male (skin and skull), British Museum (Nat. Hist.) 1938.12.27.1, from meadows above Patiška (= Patiška reka or river), altitude 2000 m, on Mt. Karadžica, 30 km south of Skopje, Macedonia; obtained on 1 August 1938 by V. Martino.

Ondrias (1966) included the Bulgarian sousliks (*S. c. martinoi* and *S. c. balcanicus*) in *S. c. karamani*, but this is not widely accepted (cf. Ružić 1978).

Spermophilus citellus laskarevi (Martino & Martino, 1940)

1940. *Citellus citellus laskarevi* Martino & Martino, Ann. Mag. nat. Hist. Ser. 11 (5): 468.
Holotype. — Adult female (skin and damaged skull), British Museum (Nat. Hist.) 1938.12.27.2, from Dolovo in south-eastern Banat, Yugoslavia; obtained on 15 May 1938 by B. Petrov.

Spermophilus citellus martinoi (Peshev, 1955)

1955. *Citellus citellus martinoi* Peshev, Izvestija na Zoologičeskija Institut Sofija 4—5: 290.
Holotype. — Female, Chair of Zoology, University of Sofia 170, from the peak Kolarov of Mt. Rila, Bulgaria; obtained on 14 August 1952 by Z. Peshev.

Ondrias (1966) synonymised this form with *S. c. karamani.*

Spermophilus citellus balcanicus (Markov, 1957)

1957. *Citellus citellus balcanicus* Markov, Izvestija na Zoologičeskija Institut Sofija 6: 465.
Holotype. — Adult male, Zoological Institute of the Bulgarian Academy of Sciences, Sofia, 10/54, from the vicinity of Lokorsko, near Sofia (Bulgaria); obtained on 15 May 1954.

Ondrias (1966) synonymised *S. c. balcanicus* with *S. c. karamani*, Ružić (1978) with *S. c. martinoi.*

Spermophilus citellus thracius (Mursaloglu, 1964)

1964. *Citellus citellus thracius* Mursaloglu, Communs Fac. Sci. Univ. Ankara 9: 260.
Holotype. — Adult female (skin and skull), Department of Zoology, University of Ankara 218, from the south-eastern slope of Murattepe near Yenibedir, Lüleburgaz, European Turkey; obtained on 6 May 1963.

Spermophilus citellus macedonicus (Fraguedakis-Tsolis, 1977)

1977. *Citellus citellus macedonicus* Fraguedakis-Tsolis, Mammalia 41: 65. — 1985. *Citellus citellus macedonicus* Fraguedakis-Tsolis & Ondrias, Säugetierk. Mitt. 32: 196.
Holotype. — Adult female, Zoological Museum, University of Patras 10051, from Pontokomi near Kozani (Greece); obtained on 15 September 1965 by J. C. Ondrias.

This subspecies was proposed by Fraguedakis-Tsolis (1977) on the basis of immunochemical data derived from a comparative study of *S. c. gradojevici* and *S. c. thracius*. Fraguedakis-Tsolis & Ondrias (1985) provide a detailed description of morphological characters, designate a holotype and a type locality, and compare the taxon with *S. c. thracius* and *S. c. gradojevici*.

Subspecies have been diagnosed primarily on the basis of size and colour, and also by peculiarities of proportion and shape. Bauer (1960) noted that size varies in a mosaic-like pattern, and emphasised the need for comprehensive taxonomic review. Peshev (1968) expressed doubts as to whether all the races described were valid, whilst Grulich (1960) denied the existence of any clearly-defined subspecific taxa within the European souslik. Ružić (1978) briefly reviewed all the described forms except *S. c. macedonicus*, but diagnostic characters are vague where given at all and include size, relative tail length, and colour. Not surprisingly, Corbet (1978) was skeptical of the validity of the various forms which were "based on slight differences of proportions with no proof of discontinuity."

Subspecific division of *S. citellus* comes from the time of the conventional subspecies, when taxonomists were attempting to answer the question, "Is the population different?", rather than trying to understand patterns within the observed variation and to estimate the relative similarity of different populations (Thorpe 1987). Frequently subspecies were erected from single populations while their diagnoses were based on a small number of characters. These characters were investigated by univariate statistics, an approach now considered inadequate in the evaluation of overall group differences (Willig et al. 1986).

Given the lack of a comprehensive taxonomic review, it remains unclear whether the nine or so subspecies represent discrete portions of species, or just subtle local variants which differ from other populations only in the statistical sense. My aim has been to analyse the pattern of geographic variation in phenotypic characters in 16 geographic samples of *Spermophilus citellus*.

Material and methods

I examined over nine hundred European sousliks (mainly skins and skulls) housed in the following collections (acronyms in brackets): British Museum (Natural History), London (BMNH); Department of Zoology, Charles University, Prague (PFUK); Hungarian Natural History Museum, Budapest (MNM); Institute of Landscape Ecology, Academy of Sciences of the Czech Republic, Brno (ILE); Mammal Research Institute, Białowieza (MRI); Institute of Zoology, Bulgarian Academy of Sciences, Sofia (ZIBAN); National Museum, Prague (NM); Naturhistorisches Museum Wien, Vienna (NMW); Slovene Museum of Natural History, Ljubljana (PMS); Department of Biology, University of Trakya, Edirne (TUBD); Zoologische

Staatssammlung München, Munich (ZSM). Only adult specimens, those having attained at least their second calendar year, were selected for analysis. Age was estimated on the basis of tooth wear (Ružić 1966) and the date of collection. Significant sexual dimorphism exists in the European souslik, with males being bigger (Ružić 1978), so the sexes were treated separately. Unsexed specimens and those with damaged skulls were excluded from craniometric analysis. Eventually, 507 complete skulls, 229 male, 278 female, were ascribed to 16 geographic samples. In several cases they were pooled where localities were physiographically and climatically continuous and also expected to include the interbreeding populations. However, no sample areas transgressed a previously designated taxonomic boundary.

The geographic samples are listed below, as are their designation numbers (Fig. 2); sample sizes are in brackets. Specimen genders are designated by M (males) and F (females): Sample 1 — Poland, Nakło (MRI 15 M, 15 F). Sample 2 — Slovakia, Jablonov and Turnou (ILE 3 M, 10 F). Sample 3 — Hungary, Hortobagy, Mata (MNM 42 M, 33 F), Hajdubagos (ILE 1 M; NMW 2 M). Sample 4 — Southern Moravia and adjacent Austria: Znojmo (BMNH 1 M, 3 F; ILE 2 F), Brno (ILE 6 M, 5 F), Pohorelice (ILE 4 M, 5 F), Neudegg (NMW 1 F), Matzen (NMW 1 M), Gross Engersdorf (NMW 1 F), between Oberweiden and Baumgarten (NMW 1 M). Sample 5 — Austria, Neusiedlersee: Ilmitz (NMW 2 M, 9 F), Kalvarienberg (NMW 8 M, 4 F), Parndorf (NMW 6 M, 19 F), Apetlon (NMW 3 M, 3 F), Eichenwald (NMW 1 F), Lehmgstätten (NMW 1 M, 3 F). Sample 6 — Hungary, Lake Balaton: Kisbalaton (ILE 3 M, 7 F), Tihany (MNM 1 M). Sample 7 — Hungary, Bugac: Bugacpuszta (MNM 5 M, 5 F), Moricgati (MNM 2 M, 1 F). Sample 8 — Serbia, Srem: Indjija (PMS 7 M, 8 F), Fruška gora (PMS 3 M, 3 F; BMNH 1 M), Čortanovci (BMNH 1 M, 9 F), Sremski Karlovci (PMS 1 M). Sample 9 — Serbia, Deliblatska peščara: Dolovo (BMNH 6 M, 2 F), Banatska Palanka, Devojačko brdo (PMS 5 M, 9 F), Samoš (PMS 1 M, 4 F), Šušara (PMS 3 F). Sample 10 — Zrenjanin, Orlovat (PMS 4 M, 14 F). Sample 11 — Jakupica and Karadjica Mts.: Patiška reka (BMNH 3 M, 6 F), Gorno Begovo (PMS 8 M, 16 F; ZSM 1 M, 2 F), Solunsko pole (PMS 3 M). Sample 12 — lowlands along the Vardar (Axios) River in Macedonia and Greece: Lake Dojran, Aćikot (PMS 6 M, 9 F), Gevgelija (BMNH 1 F, PMS 1 M), Star Dojran (NM 2 M, 1 F), Bogorodica (PMS 2 F), Rabrovo (PMS 1 F), Grčište (PMS 1 F), Matgara (BMNH 3 M, 3 F), Samli (BMNH 1 M, 1 F). Sample 13 — Bulgaria, Kazanlak, Krn (ZIBAN 41 M, 40 F). Sample 14 — Bulgaria, Sliven (ILE 4 M, 5 F). Sample 15 — Romania, Dobrogea: Murigheol (PFUK 5 M, 4 F), Malcoci (BMNH 4 M, 2 F). Sample 16 — Turkey, Thrace: Istanbul (MNM 1 M), Uskumruköy, Kilyos (TUBD 2 M), Terkos (TUBD 1 M), Firüzköy (TUBD 1 M, 1 F), Selimpasa, Silivri (TUBD 2 M, 3 F), Inecik (TUBD 1 F), Orhaniye Köyü (TUBD 4 M, 1 F), Harmang Köyü, Uzunkohprü (TUBD 1 M).

Thirteen linear measurements were taken from each skull using a vernier calliper accurate to the nearest 0.1 mm: CbL — condylobasal length, DiL — diastema length, MxT — maxillary tooth-row length, NaL — nasal length, OrD — diameter of orbit, ZgB — zygomatic breadth, BcB — braincase breadth, IoC — interorbital constriction, PoC — postorbital constriction, NaB — nasal breadth, IfB — breadth across infraorbital foramen, RoH — rostral height on the anterior alveolar margin of the upper premolar, MdH — mandibular coronoid height.

Reflective colour was measured in an area with a diameter of 8 mm located in the middle of the back using a Minolta Croma Meter CR-200 tristimulus colors analyser. As the colour of voucher specimens can be altered by prolonged exposure to light, all the animals used for this analysis had been collected within the last 15 years and since stored in dark specimen cabinets. The Commission Internationale de l'Eclairage (CIE) Yxy color system was used to describe individual colours. The lightness factor (Y) is expressed as a percentage based on perfect 100 % reflectance, whilst x and y are the chromaticity coordinates of the CIE x, y Chromaticity Diagram.

Fourteen log-transformed variables were used to represent climatic factors. Mean monthly temperatures and precipitation during the growing season of April—September were recorded for each sample. The standard deviations of the means of the average monthly temperatures and precipitation levels were used as indices of seasonality for both factors. Climatic data were taken from Steinhauser (1970) and the Climatic Atlas of the Socialist Federative Republic of Yugoslavia (undated).

Variations in mensural characters amongst the geographic samples were analysed using a one-way variance analysis. Phenetic affinities among geographic samples were assessed by a Principal Components Analysis (PCA) of the correlation matrix, and by Discriminant Function Analysis (DFA). Size effects were removed by Burnaby's method for size adjustment. The resulting adjusted data matrix was used for both PCA and UPGMA clustering using the Average taxonomic distance (ATD) matrix. Stepwise multiple regression was used to establish functional relationships between phenetic and climatic variables.

Results

Morphometric variability

One-way analysis of variance demonstrated a highly significant interlocality heterogeneity ($p < 0.0001$) amongst all the skull dimensions introduced into the analysis. The characters most affected by geographic variability were ZgB, BcB, CbL, and RoH (both sexes), but with females being more variable in all dimensions.

Z-standardised data were subjected to PCA. Character loadings on the first Morphological Principal Component (MPC1) were significantly positively correlated with all the cranial characters, suggesting that positive intercorrelations exist between different skull characters. Since the first Principal Component explains the maximum possible variation within the data, as all the characters utilised in the study are highly size dependent, MPC1 is explicable as a size vector. This represents a widespread phenomenon, observed repeatedly in morphometric data sets (Lemen 1983). The first component explained 57.8 % of the total variance in males, and 63.6 % in females. Over one half of the variance in the original data set was therefore due to size. A very good fit exists between MPC1 scores for both males and females from the 16 samples ($r = 0.959$, $p < 0.0001$), showing that larger male size is associated with a larger female size (and vice versa) (Fig. 1).

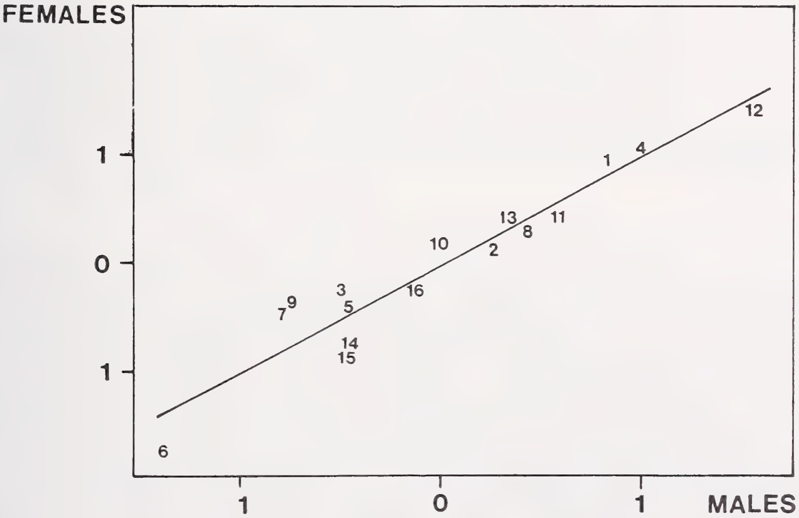


Fig. 1: Sexual dimorphism of size in *Spermophilus citellus*, based on mean values of Morphological Principal Component 1 scores. See Fig. 2 for identifying numbers of samples.

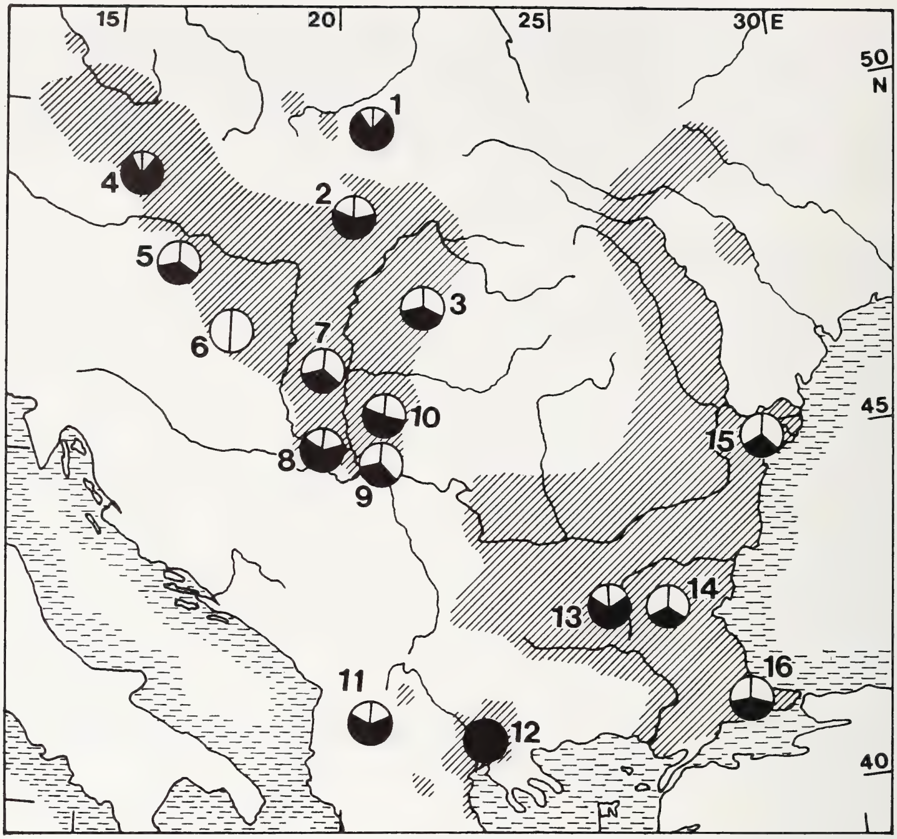


Fig. 2: Geographic variation in Morphological Principal Component 1 of 16 *Spermophilus citellus* localities. The value is proportional to the black area in the pie diagrams, the higher the score, the darker the circle. Open circles represent the smallest sousliks, filled circles represent the largest. Male scores are on the right and female scores are on the left half of individual circles. See text for sampling sites and locality identities. The approximate range of the species (shaded) follows Ružić (1978).

To place size variations into a geographic context, the MPC1 scores were projected onto a map of the distributional range using pie diagrams (Fig. 2). Despite this, no simple pattern was apparent from the geographical distribution of variation. Large populations are found on both the northern and the southern border, whilst both large and small populations occur close to one another. MPC1 scores do not correlate with longitude (r = —0.075 in males, r = —0.173 in females; n. s.), nor with latitude (r = —0.132 in males, r = —0.041 in females; n. s.).

The morphological Principal Component 2 (MPC2) was significantly, positively correlated with MxT and IoC in both sexes, and explained a further 14.1 % of the variance observed in both sexes. As principal components are not intercorrelated, size would be expected to exert a very low influence upon these two characters. A low correlation of the interorbital constriction (IoC) with other skull dimensions is

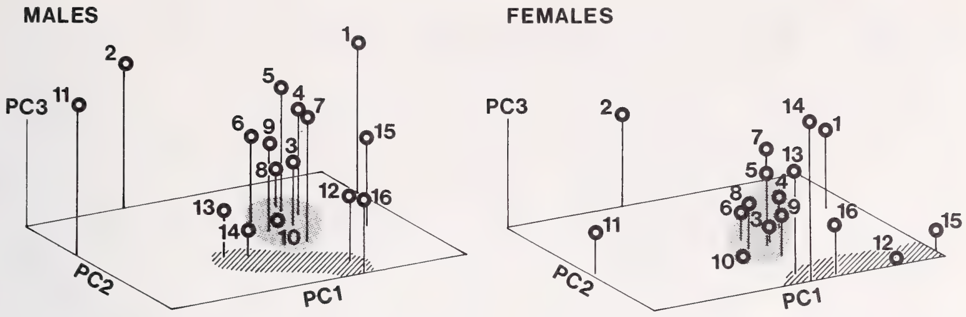


Fig. 3: Projection of 16 *Spermophilus citellus* sample centroids onto the first three principal components of size adjusted cranial data, males and females separate. Pannonian samples are indicated by dotted areas and Balkan ones by hatched areas. See Fig. 2 for identifying numbers of samples.

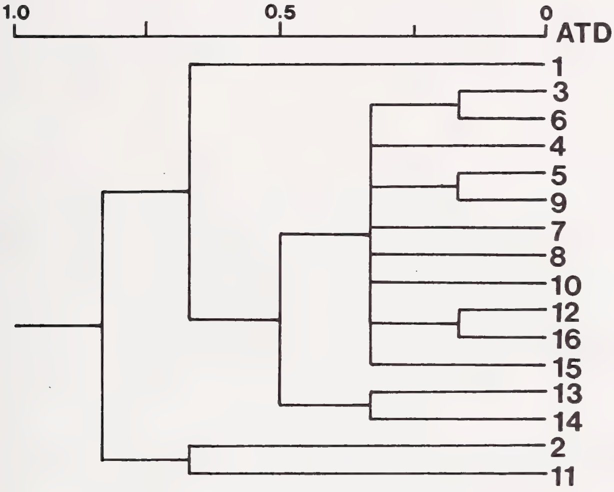


Fig. 4: Consensus tree summarising ATD matrices for 16 samples of male and female *Spermophilus citellus*. For sample designation, see Fig. 2. ATD — Average taxonomic distance, based on 13 size adjusted cranial variables.

not uncommon in mammals (e. g. Pankakoski & Nurmi 1986). Again, no correlation exists between MPC2 and longitude (r = —0.237 in males, r = —0.359 in females; n. s.), nor with latitude (r = 0.004 in males, r = 0.102 in females; n. s.).

The projection of the 16 sample group centroids onto the first three principal components (not shown) was not consistent with either their geographic derivation, or subspecific designation as proposed by Ružić (1978). I then eliminated size effects by Burnaby's Method (Rohlf 1989). The resultant adjusted data matrix supposedly not influenced by size variation was subjected to PCA. The group centroids obtained were projected onto the first three principal components; this explained 67 % of the variance of the original male data (35.1, 18.3 and 13.5 % respectively) and 70.1 % of the female data (31.8, 19.9 and 18.3 % respectively). Results were similar for both sexes (Fig. 3). Sousliks from the Pannonian Plain (samples 3 to 10) and the Balkans (samples 12 to 14, and 16) formed two distinct clusters. Sample 11 was the most distinct, followed by samples 2 and 1. These results suggest that the most phenetically unique populations are also the marginal ones. Two of these (samples 1 and 11) also represent geographical isolates. Sample 15 is anomalous; its females being allocated to the Balkan cluster, but males being entirely independent.

The adjusted data matrix was also used to compute an Average Taxonomic Distance (ATD) matrix. Since the matrices for the two sexes did not differ significantly ($r = 0.79$, Mantel t-test $= 4.33$, $p = 1.00$), a consensus tree was produced (Fig. 4). The results mainly accord with those obtained by ordination (Fig. 3); however, four of the Balkan samples (12—14, 16) failed to fall within a single cluster. The three marginal populations (samples 1, 2, 11) also had independent positions in this analysis.

The Mantel test showed a very poor fit between ATD and geographic distance matrices ($r = 0.356$, $p = 0.996$ in males, $r = 0.416$, $p = 0.999$ in females), suggesting a weak increase in phenetic distinctness with increasing geographic distance. This test was repeated on Pannonian sousliks (samples 3 to 10), which inhabit a relatively homogeneous area. Again, no correlation was found between phenetic and geographic distances ($r = 0.124$, $p = 0.732$ in males, $r = -0.022$, $p = 0.458$ in females).

Clustering (Fig. 4) acted as a classificatory factor in Discriminant Function Analysis (DFA). Six samples were recognised, three of which have been pooled. The designations and definitions of the pooled samples are as follows: pooled sample A (Pannonian Plain, samples 3 to 10), pooled sample B (southern Balkans: samples 12, 16), and pooled sample C (central Balkans: samples 13, 14). Since the phenetic relationships of sample 15 were unclear, this sample was omitted from the DFA.

Table 1: Classification by discriminant analysis of six samples of male and female *Spermophilus citellus*. Rows are actual groups and columns are predicted groups. See text for identifying symbols.

	1	A	B	C	2	11	Total
MALES							
Sample 1	15						15
Sample A	8	95	3	4	3		113
Sample B		2	22	1	1		25
Sample C		4	2	30	1	2	39
Sample 2					3		3
Sample 11						15	15
FEMALES							
Sample 1	14						14
Sample A	9	115	1	9	3	3	140
Sample B		2	21	1			24
Sample C	1	4	3	28		1	37
Sample 2	1				9		10
Sample 11				1	1	22	24

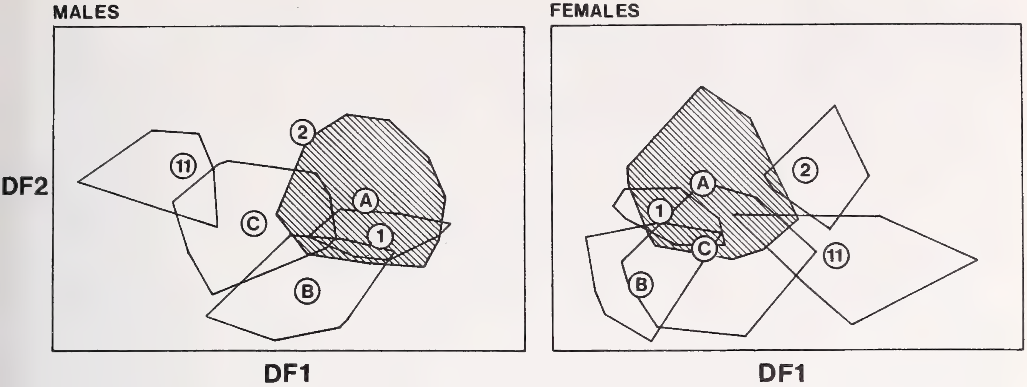


Fig. 5: Projection of six samples of *Spermophilus citellus* onto the first two discriminant variates, males and females separate. Polygons enclose scores for all individuals within a locality group, and symbols are placed on group centroids. Male sample 2 with only three specimens is given as a group centroid. Polygon of pooled Pannonian samples is striped. See text for identifying symbols.

Discriminant analysis was performed upon the raw data, and separately for each sex. The first two discriminant functions (DF) explained 75.1 % of the variance in the original data set in males (50.9 and 24.2 % respectively), and 75.5 % in females (42.0 and 33.5 % respectively). 83.9 % of the male specimens were allocated into their actual group, and 85.7 % of the females (Table 1). Despite the relatively high proportion of appropriately classified specimens, overlap between the samples was high. Polish sousliks (sample 1) entirely overlapped with the pooled Pannonian sample for both sexes (Fig. 5). Sample 2 also suggested a closer affinity with Pannonian rather than Balkan sousliks, what does accord with its geographic position. Two pooled Balkan samples (B and C) were closer to the pooled Pannonian sousliks than those from the Jakupica/Karadjica Mts. (sample 11). At least females from pooled sample C had a greater affinity with sousliks from Pannonia than those within pooled sample B. Phenetic relations such as these could also be expected from the geographic derivations of these samples.

Although it has been suggested that ratios are best avoided in statistical treatments (Sokal & Rohlf 1981), they remain appropriate as diagnostic characters in subspecies of the European souslik. Ružić (1978) distinguished south Pannonian sousliks from those from the central Balkans by their relatively shorter tails. I tested this on six geographic samples: three from the southern margin of the Pannonian Plain (samples 8 to 10), and two from Macedonia (samples 11 and 12). Also included were sousliks from Lake Vlasina in eastern Serbia. In this case only skins were available in statistically valid numbers, hence their exclusion from craniometric analyses. Samples 9 and “Vlasina” presumably correspond respectively to the “S-Pannonian” and “Central Balkan” samples of Ružić (1978: 131). Only specimens in which the head and body and tail lengths could be measured in a uniform manner were considered, thus eliminating errors through technical inconsistencies. Relative tail length was expressed as a quotient of tail length with head and body length multiplied by 100. This ratio was not affected by sex (in sample 11, F-ratio = 0.01, n. s.), allowing the sexes to be pooled. Heterogeneity among samples was highly significant (F-ratio = 11.18, $p < 0.0001$) and three homogeneous sets could be established (Table 2). Each of the three Pannonian samples fitted with one of the homogeneous groups, suggesting significant heterogeneity in relative tail length, even between sousliks from restricted areas. Sousliks from Lake Vlasina (i. e. from the central Balkans) formed a homogeneous group with Pannonian sample 8. It therefore seems unlikely that relative tail length is of genuine taxonomic significance.

Twelve skull characters were transformed into ratios using CbL as the denominator, and then subjected to one way analysis of variance. All the ratios demonstrated highly significant interlocality heterogeneities ($p < 0.0001$) for both sexes. Sample 3 was used to test the influence of sex on the ratios. Ratios using MxT, IfB, and PoC showed significant heterogeneity between males and females ($p < 0.005$) and were excluded from further analyses. Sexes were pooled in the remainder, and mean values regressed against longitude and latitude to detect eventual trends in geographic variation. Six ratios of nine significantly correlated with at least one geographic variable (Table 3). Mean relative values for nasal length, postorbital breadth and nasal breadth decreased towards the east. Relative nasal length was larger in northern populations, and the same was true of the relative orbital diameter. The opposite trend, namely a decrease towards the north, is evident in the relative zygomatic breadth and breadth of the braincase. Because of the gradual change with increasing geographic distance, this was described as clinal variation within these characters.

Table 2: Mean relative tail lengths for six geographic samples of *Spermophilus citellus*. Homogeneous sets are connected by a vertical line. See Fig. 2 for identifying numbers.

Sample	N	Relative tail length	Homogeneous set
9	8	24.9	X
11	23	26.6	XX
10	18	26.7	X
12	17	26.9	X
Vlasina	15	29.4	X
8	18	29.7	X

Table 3: Regression onto two geographic variables of skull measurements transformed to ratios with the condylobasal length as denominator. Only correlation coefficients differing significantly from zero are shown. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Ratio with	Longitude	Latitude
NaL	—0.593*	0.799***
OrD		0.544*
ZgB		—0.722**
BcB		—0.663**
IoC	—0.623**	
NaB	—0.523*	

The division of clines into taxonomic categories is necessarily arbitrary (Thorpe 1987). By comparing these results with the diagnoses of the various subspecies of the European souslik, it is clear that this also occurs in the present case: for example, the diagnoses of the three 'southern' taxa (*S. c. gradojevici*, *S. c. istericus* and *S. c. karamani*) include relatively broader skulls across the zygomatic arches.

Association of the skull and climatic variables

Morphological Principal Component 1 correlated significantly only with temperature seasonality ($r = 0.63$, $p < 0.01$ in males; $r = 0.55$, $p < 0.05$ in females). In a stepwise multiple regression, four climatic variables explained 83 % of the variation in MPC1 in males ($R^2 = 0.83$), and 72 % in females ($R^2 = 0.72$; Table 4). Climate is thus quite a good predictor of size in the European souslik. The first variable introduced into the model was the standard deviation of the mean average monthly temperature, which explained 40 % of the variation in MPC1 in males, and 30 % in females. There is, however, no significant correlation of MPC1 with any individual monthly mean temperature in either sex. Three further climate parameters used in the model were monthly precipitation in May, June and September. MPC1 correlated positively with May and June precipitation, but negatively with those in September for both sexes. Warm, wet summers, associated with wet springs and dry autumn therefore favour larger body sizes in European sousliks.

Table 4: Results of stepwise multiple-regression analyses of Morphological Principal Component 1 as a size factor and 14 climatic variables for 16 geographic samples of male and female *Spermophilus citellus*. The standardised regression coefficients reflect their explanatory power when all variables were entered. The coefficients of multiple determinations (R^2 and adjusted R^2) with all variables entered were in parentheses, opposite the heading for each set of independent variables. SD Temp — standard deviation of the mean for average monthly temperature; P — precipitation level; * F-to-enter >1, ** F- to-enter >5.

	Males		Females	
	Step entered	Standardised regression coeff.	Step entered	Standardised regression coeff.
Climatic variable	(R^2=0.83; adjusted R^2=0.77)		(R^2=0.79; adjusted R^2=0.72)	
SD Temp	1**	0.83	1**	0.83
P May	2**	0.50	2**	0.56
P Sept	3*	—0.42	3*	—0.45
P June	4**	0.35	4**	0.37

Colour

Significant heterogeneity among samples is evident for all three quantities within the CIE Yxy colour system. Lightness factor Y showed a lower amount of interlocality variation (F-ratio = 4.42, $p < 0.005$) than chromaticity coordinates x (F-ratio = 32.34, $p < 0.0001$) and y (F-ratio = 23.02, $p < 0.0001$). Colour differs significantly between the five geographic samples. On the basis of the lightness factor, the palest sousliks were those in sample 12, and the darkest were in sample 9 (Table 6). Since sousliks from Macedonia (samples 11 and 12) and the Pannonian Plain (sample 8)

Table 5: Mean lightness factor (Y) for pelage colour in five geographic samples of *Spermophilus citellus*. Homogeneous sets are connected by a vertical line. See Fig. 2 for identifying numbers.

Sample	N	Lightness (Y)	Homogeneous set
9	23	7.75	X
10	18	8.12	XX
11	8	9.33	XX
8	20	9.52	X
12	20	9.65	X

were included in the same homogeneous set, successful separation of geographic samples on the base of lightness alone does not seem likely.

Regression of the lightness factor on climatic variables resulted in no statistically significant correlations. A good fit between lightness and mean July temperature (r = —0.83, not statistically significant) does, however, suggest that paler sousliks occur in regions with high July temperatures.

The multiple range test of chromaticity coordinates x and y resulted in three homogeneous sets: 8 and 10, 9 and 11, and 12. Projection of these two coordinates onto the CIE chromaticity diagram is shown in Figure 6. Although three significantly different sets can be distinguished, the overlap between samples was considerable. The most distinct sample is number 12, which is topotypical with *S. c. gradojevici*, a subspecies that has usually been recognised by its colour (e. g. Ružić 1978).

The colour of most terrestrial mammals closely resembles the colour of the soil upon which they live (Vaughan 1986). These types of adaptations also occur in nocturnal mammals, e. g. heteromyids living on different substrata (Best 1993), and even between and within the species of subterranean mole rats, *Spalax ehrenbergi* (Heth et al. 1988). Correlation of pelage colour with the background is even more likely in diurnal terrestrial squirrels. Pizzimenti (1976) demonstrated a significant correlation between pelage brightness and soil brightness in prairie dogs, although he failed to find any relationship between pelage brightness and the chromosome number. Although our samples were insufficient to statistically demonstrate that a significant correlation existed between lightness and environmental variables, pale sousliks seemed to be associated with hot summers, when the vegetation was likely to dry to a yellowish colour.

Discussion

Mammalian taxonomy is traditionally based on characters of the skin and the skull, but geographical variation is influenced by ecology and historical processes (Thorpe 1987). Since the phenotype is not independent of selection effects, ecological causation may seriously distort phylogenetic information incorporated into it. Should this occur, the phenotype would be of very low phyletic value. Furthermore, cranial morphology is frequently regarded as being unsuitable for taxonomic purposes in Sciuridae, and particularly so in tree squirrels and chipmunks. However, greater phyletic information is embodied in skull characters in ground squirrels (Patterson 1983).

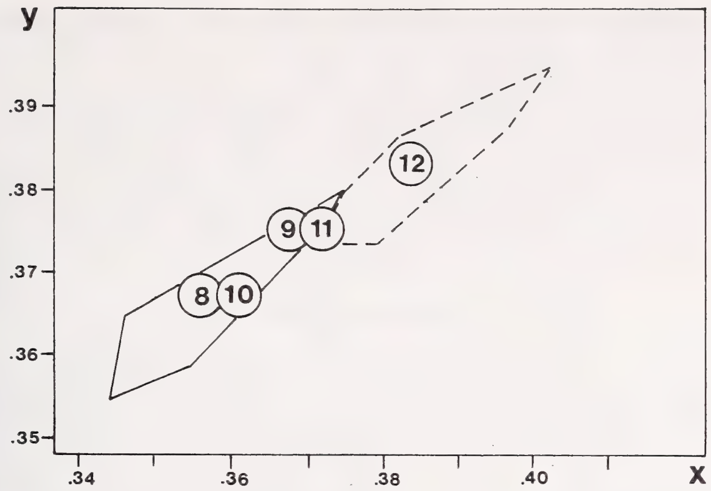


Fig. 6: Projection of five *Spermophilus citellus* group centroids onto the CIE x, y (1931) chromaticity diagram (insert). Individuals of the most distinct samples (8 and 12) are enclosed by polygons. For sample designation see Fig. 2.

Cranial size in the European souslik is significantly correlated with climatic variables, what suggests that it is of adaptive significance. Smith & Patton (1988) demonstrate that body size had a strong non-genetic, or environmental, basis in pocket gophers, *Thomomys bottae*. They were further able to identify evolutionary units from the cranial shape, which they considered "to represent underlying genetic influences and to identify more closely historical (phyletic) evolutionary units". In their view, "these evolutionary units should form the basis for the infraspecific taxonomy of pocket gophers, and other animals as well." In the case of the European souslik, size-free data identified geographically homogeneous sets which represent possible evolutionary segments of the species' range.

The pattern of geographic variability in the European souslik suggests that a very limited divergence has occurred between adjacent populations inhabiting the Pannonian Plain. Divergence increases amongst the Balkan samples, with the most distinct samples being three populations from the periphery of the species' current geographic range. Different geographical trends in the extent of interlocality divergence are not exceptional and have already been demonstrated in both human and animal populations (see Thorpe 1987).

Relative homogeneity among Pannonian sousliks had already been suggested by analysis of the frequency of nonmetric cranial traits in three south-Pannonian samples (identical to samples 8 to 10 of this study; Kryštufek 1990). Low interpopulation divergence is probably due to the comparatively recent colonization of the area by the European souslik, steppe vegetation having appeared relatively late in the Pannonian Basin (Godicl 1980). Grulich (1960) concluded that the range expansion of the European souslik in this area largely followed human activities in the last few centuries. From the palaeozoological evidence available, this species first appeared in Central Europe approximately 3000 years before the present (BP), but its extensive spread occurred no longer than 1000 years ago (Horaček & Ložek 1988).

On the other hand, the European souslik has been present in the Balkan Peninsula since the Middle Pleistocene (Dimitrijević 1991, Mayhew 1978, Marković & Pavlović 1991, Popov 1984, 1989) and it is therefore likely that it is the center of origin of the European sousliks. The divergence seen among Balkan sousliks is of approximately the same magnitude as their differentiation from Pannonian ones, and the two population groups are very close phenetically. Assuming that around 3000 years ago Central Europe was inhabited by sousliks from the Balkans, one might expect that the divergence in the majority of Balkan samples is of approximately the same age. The only exception is the phenetically well-differentiated sample (number 11) from the high altitudes of the Jakupica/Karadjica Mts. in central Macedonia. During the Late Pleistocene the European souslik lived to the west of its present distributional area (Dimitrijević 1991). It is likely that sample 11 is a relict of that period, expanding forests having restricted it to a few high mountain pastures where it diverged allopatrically.

The two northern populations (1 and 2), which are also well differentiated, are more enigmatic. One possible explanation is that Central Europe was colonised by sousliks several times. In this case, supposedly older peripheral populations could have diverged in allopatry following regressions in the species' distributional area. As yet there is no palaeontological evidence to support this view. Records of *Spermophilus* from the Central European Middle and Upper Pleistocene are mainly ascribed to *S. citelloides* (Janossy 1986, Nadachowski 1989), and its relationship with *S. citellus* is a source of debate. According to Gromov et al. (1965), it is more closely related to *S. suslicus*, but Nadachowski (1989) considers it to be the immediate ancestor of the European souslik.

Is it reasonable to recognise formal subspecies in the European souslik? Although the subspecies concept has been seriously criticised, with some workers even suggesting that the use of subspecies should be avoided entirely (e.g. Wilson & Brown 1953, Burt 1954), Fjeldså (1985) considered it to be a useful sorting device with considerable heuristic value. Lidicker's (1962) definition of a subspecies provides a good theoretical basis for an approach to this topic. From a practical point of view, it is difficult to decide what should be chosen as the minimum level of differentiation between two subspecies. Grulich (1960) used univariate statistics to demonstrate that differences among populations of *S. citellus* are far beyond the "75 % level". Corbet (1978) advocated "objective boundaries" between different subspecies whose members should be "recognisably different": namely, the diagnostic characters should have true discriminative value, thus allowing the allocation of individual specimens (or their majority) from an unknown sample into the correct subspecific category. As long as only two subspecies (*S. c. gradojevici* and *S. c. karamani*) were analysed, it was possible to allocate each specimen to an adequate taxon (Kryštufek 1993). With the increasing number of populations, as in the case of this study, the discriminatory value of sets of cranial characters decreased rapidly, and characters overlapped significantly among samples. In this context, I agree with Corbet (1978) that subspecies in *S. citellus* "are based on slight differences ... with no proof of discontinuity", as long as conventional taxonomic characters such as the skin and skull are used. On the other hand, multivariate analyses of averaged skull characters demonstrated the existence of geographically homogeneous sets. These sets, which probably represent different phyletic lines, could not be diagnosed with sufficient accuracy on the base of the material available, so trinominals would be of very little help. In spite of this, the subspecies of the European souslik currently recognised are not congruent with the interlocality variability observed in the species, and thus act to obscure much of the pattern of geographic variation present.

Acknowledgements

I thank the following people who allowed me to study material under their care or loaned me specimens: F. Spitzenberger and K. Bauer (NMW), J. Zima and J. Zukal (ILE), G. Topal (MNM), C. Kurtonur (TUBD), S. Gerasimov (ZIBAN), P. Jenkins (BMNH), Z. Pucek (MRI), V. Vohralik (PFUK), R. Kraft (ZSM), and M. Andera (NM). H. Griffiths (Leeds), C. Violani (Pavia) and L. Wallin (Uppsala) provided historical information, regarding Linnean description and type. I am most grateful to H. Griffiths for valuable comments on an earlier draft of the manuscript and for English improvement. The study of specimens in the British Museum (Nat. Hist.) was made possible by a grant from the British Council. This study was partly supported by the Ministry of Science and Technology (grant P1-5079-0614).

Zusammenfassung

Zur Beschreibung der geografischen Variation des Ziesels *Spermophilus citellus* (Linnaeus, 1766) wurden 13 Schädelmaße von 229 Männchen und 278 Weibchen aus 16 geografischen Stichproben genommen und univariaten und multivariaten Analysen unterworfen. Die Varianzanalyse ergab für beide Geschlechter und alle Maße eine hochsignifikante Heterogenität zwischen den Stichproben. Die erste Hauptachse, die mehr als die Hälfte der Varianz innerhalb des Datenmaterials erklärte, wurde als Größenvektor eines mosaikartigen geografischen Variationsmusters interprätiert. In einer schrittweisen multiplen Regressionsanalyse konnten vier klimatische Variablen 83 % der Größenvariation der Männchen und 72 % der Weibchen erklären; das Klima läßt daher gute Voraussagen über die Größe zu. Die weitere Analyse größenbereinigter Daten ergab deutliche phenetische (und offenbar auch phyletische) Unterschiede für drei periphere Populationen aus Polen, Slovakien and Mazedonien. Die gegenwärtige Unterscheidung von 9 Unterarten für den Europäischen Ziesel ist nicht konsistent mit der beobachteten Variation zwischen den Stichproben und scheint eher die reale geografische Variation zu verschleiern. Der diagnostische Wert von Schädelmerkmalen, Indices und Färbung erwies sich als gering; gegenwärtig wird daher keine formale Unterteilung in Unterarten vorgenommen.

References

Bauer, K. (1960): Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich). — Bonn. zool. Beitr. 11: 141—344.

Best, T. L. (1993): Patterns of morphologic and morphometric variation in heteromyid rodents. — Pp. 197—235 in H. H. Genoways & J. H. Brown (eds.), Biology of Heteromyidae. Special Publication No. 10, The American Society of Mammalogists, pp.: 197—235.

Burt, W. H. (1954): The subspecies category in mammals. — Syst. Zool. 3: 99—104.

Calinescu, R. J. (1934): Taxonomische, biologische und biogeographische Forschungen über die Gattung *Citellus* Oken in Rumänien. — Z. Säugetierk. 9: 87—141.

Corbet, G. B. (1978): The mammals of the Palaearctic Region: a taxonomic review. — British Museum (Natural History) & Cornell University Press, London.

Dimitrijević, V. M. (1991): Quaternary mammals of the Smolucka cave in southwest Serbia. — Palaeont. Jugosl. 41: 1—88.

Djulić, B. & D. Mirić (1967): Catalogus Faunae Jugoslaviae, IV/4: Mammalia. — Academia Scientiarum et Artium Slovenica, Ljubljana, 46 pp.

Fjeldså, J. (1985): Subspecies recognition in ornithology: history and the current rationale. — Fauna norv. Ser. C, Cinclus 8: 57—63.

Fraguedakis-Tsolis, S. E. (1977): An immunochemical study of three populations of the ground squirrel, *Citellus citellus*, in Greece. — Mammalia 41: 61—66.

Fraguedakis-Tsolis, S. E. & J. C. Ondrias (1985): Geographic variation of the ground squirrel *Citellus citellus* (Mammalia: Rodentia) in Greece with description of a new subspecies. — Säugetierkdl. Mitt. 32: 185—198.

Godicl, L. (1980): Steppenflora in Nordwest-Jugoslawien. — Razprave IV. razreda SAZU, Ljubljana, 12/4: 281—367.

Gromov, I. M, D. I. Bibikov, N. I. Kalabukhov & M. N. Meier (1965): Fauna of the USSR: ground squirrels (Marmotinae). — Nauka, Moscow (in Russian).

Grulich, I. (1960): Ground squirrel *Citellus citellus* L. in Czechoslovakia. — Prace brnenske zakladny československe Akademie ved 411: 473—557.

Heth, G., A. Beiles & E. Nevo (1988): Adaptive variation of pelage color within and between species of the subterranean mole rat (*Spalax ehrenbergi*) in Israel. — Oecologia 74: 617—622.

Horaček, I. & V. Ložek (1988): Palaeozoology and the Mid-European Quaternary past: scope of the approach and selected results. — Rozpravy ceskoslovenske akademie ved 98 (4): 1—102.

International Commission on Zoological Nomenclature (1985): International Code of Zoological Nomenclature. — University of California Press, Berkeley.

Janossy, D. (1986): Pleistocene vertebrate faunas of Hungary. — Akademia kiado, Budapest.

Kryštufek, B. (1990): Nonmetric cranial variation and divergence of European sousliks (*Citellus citellus*) from Yugoslavia (Rodentia, Sciuridae). — Boll. Zool. 57: 351—355.

Kryštufek, B. (1993): European sousliks (*Spermophilus citellus*; Rodentia, Mammalia) of Macedonia. — Scopolia, Ljubljana, 30: 1—39.

Lemen, C. A. (1983): The effectiveness of methods of shape analysis. — Fieldiana Zoology 15: 1—17.

Lidicker, W. Z. (1962): The nature of subspecies boundaries in a desert rodent and its implications for subspecies taxonomy. — Syst. zool. 11: 160—171.

Linnaeus, C. (1766): Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis synonymis, locis. Tomus 1. — Laurentii Salvii, Stockholm.

Markov, G. (1957): Untersuchungen über die Systematik von *Citellus citellus.* — Izvestija na zool. inst. Sofia 6: 453—490.

Marković, Z. & G. Pavlović (1991): First investigation results for Vrelska cave fauna, Bela Palanka, Serbia. — Ann. Geol. Penins. Balk. 55(1): 221—230.

Martino, V. & E. Martino (1929): A new souslik from Macedonia. — J. Mammal. 10: 76—77.

Martino, V. & E. Martino (1940): Note on the Yugoslavian ground-squirrels (sousliks). — Ann. Mag. nat. Hist. 11 (5): 31—471.

Mayhew, D. F. (1978): Late Pleistocene small mammals from Arnissa (Macedonia, Greece). — Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch., Ser. B. 81: 302—321.

Meczynski, S. (1985): Does the European ground squirrel, *Spermophilus citellus* Linnaeus, 1766, still occur in Poland? — Przeglad zool. 29(4): 521—526.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the mammals of western Europe. — British Museum (Nat. Hist.), London.

Mursaloglu, B. (1964): Statistical significance of secondary sexual variations in *Citellus citellus* (Mammalia: Rodentia), and a new subspecies of *Citellus* from Turkey. — Communs Fac. Sci. Univ. Ankara C9: 252—273.

Nadachowski, A. (1989): Origin and history of the present rodent fauna in Poland based on fossil evidence. — Acta Theriol. 34: 37—58.

Niethammer, J. (1986): Über griechische Nager im Museum A. Koenig im Bonn. — Ann. Naturhist. Mus. Wien 88/89 (B): 245—256.

Ondrias, J. C. (1966): The taxonomy and geographical distribution of the rodents of Greece. — Säugetierkdl. Mitt. 14: 1—136.

Pankakoski, E. & K. Nurmi (1986): Skull morphology of Finnish muskrats: geographic variation, age differences and sexual dimorphism. — Acta Zool. Fenn. 23: 1—32.

Patterson, B. D. (1983): On the phyletic weight of mensural cranial characters in chipmunks and their allies (Rodentia: Sciuridae). — Fieldiana Zool., N.S. 20: 1—24.

Peshev, Z. (1955): Investigations in systematics and biology of *Citellus citellus* L. in Bulgaria. Izvestija na zool. inst. Sofia 4/5: 277—325.

Peshev, Z. (1968): Notes on the taxonomy of the *Citellus citellus* L. (Mammalia). — Ann. de l'Univ. de Sofia 61 (1): 81—88.

Petrov, B. M. (1992): Mammals of Yugoslavia. Insectivores and Rodents. — Nat. Hist. Mus. in Belgrade, suppl. 37: 1—186.

Pizzimenti, J. J. (1976): Genetic divergence and morphological convergence in the prairie dogs, *Cyonomys gunnisoni* and *Cynomys leucurus* I. Morphological and ecological analyses. — Evolution 30: 345—366.

Popov, V. V. (1984): Small mammals (Mammalia — Insectivora, Rodentia, Lagomorpha) from Late Pleistocene deposits in Mecha Dupka cave (the western Balkan Mountain). I. Taphonomy, paleoecological and zoogeographical pecularities of the fauna. — Acta zool. Bulg. 24: 35—44.

Popov, V. V. (1989): Middle Pleistocene small mammals (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) from Morovitsa cave (North Bulgaria). — Acta zool. Cracov. 32: 561—588.

Pucek, Z., ed. (1981): Keys to vertebrates of Poland. Mammals. — Polish Sci. Publ., Warszawa.

Rohlf, F. J. (1989): NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. — Exeter Publishing, Ltd., New York.

Ružić, A. (1966): Odredjivanje uzrasnih kategorija u populaciji tekunice *Citellus citellus* L. — Arhiv bioloskih nauka, Beograd 18(1): 65—70.

Ružić, A. (1978): *Citellus citellus* (Linnaeus, 1766) - Der oder das Europäische Ziesel. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.) Handbuch der Säugetiere Europas, Band 1/I. — Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, pp. 123—144.

Smith, M. F. & J. L. Patton (1988): Subspecies of pocket gophers: causal bases for geographic differentiation in *Thomomys bottae*. — Syst. Zool. 37: 163—178.

Sokal, R. R. & F. J. Rohlf (1981): Biometry. 2nd ed. — W. H. Freeman and Comp., New York.

Steinhauser, F. (1970): Climatic atlas of Europe. Maps of mean temperature and precipitation. — WMO UNESCO, Cartographia, Budapest.

Stubbe, M. & A. Stubbe (1994): Säugetierarten und deren feldökologische Erforschung im östlichen Deutschland. — Tiere im Konflikt 3: 3—52.

Thorpe, R. S. (1987): Geographic variation: a synthesis of causality, data, pattern and congruence in relation to subspecies, multivariate analysis and phylogenesis. — Boll. Zool. 54:3—11.

Vaughan, T. A. (1986): Mammalogy, 3rd ed. — Saunders College Publ., Philadelphia.

Willig, M. R., R. D. Owen & R. L. Colbert (1986): Assessment of morphometric variation in natural populations: the inadequacy of the univariate approach. — Syst. Zool. 35: 195—203.

Wilson, E. O. & W. L. Brown (1953): The subspecies concept. — Syst. Zool. 2: 97—111.

Dr. Boris Kryštufek, Slovene Museum of Natural History, PO Box 290, 61001 Ljubljana, Slovenia.

Jochen Niethammer beim Präparieren von Kleinsäugern in Nordspanien 1964. — Skinning small mammals in northern Spain in 1964.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 111—131	Bonn, Juni 1996

Description of a new species of *Dryomys* (Rodentia, Myoxidae) from Balochistan, Pakistan, including morphological comparisons with *Dryomys laniger* Felten & Storch, 1968, and *D. nitedula* (Pallas, 1778)

Mary Ellen Holden

Abstract. A new species of *Dryomys* (Rodentia, Myoxidae) is described from the Balochistan province of Pakistan. Its morphology is compared with those of *D. laniger* and *D. nitedula*. The new species and *D. laniger* both have greatly inflated auditory bullae, as well as enlarged sphenopterygoid vacuities. This does not necessarily indicate close relationship of the two because *D. laniger* has other unique specializations that suggest the similarities between the species might be convergent. For now the phylogenetic relationships among species of *Dryomys* remain unresolved. Differences in climate and plant associations where the new species and *D. nitedula* occur in Pakistan are also discussed.

Key words. Mammalia, Rodentia, Myoxidae, Leithiinae, *Dryomys*, new species, *Dryomys laniger*, *D. nitedula*, *D. sichuanensis*, taxonomy, nomenclature, Pakistan, Balochistan, vegetation.

Introduction

Forest dormice (genus *Dryomys*) first appear in the fossil record in the early to middle Miocene (Daams 1981; Hartenberger 1994). *Eliomys* is the closest extant relative of *Dryomys* (Wahlert et al. 1993), and together the two genera form the Leithiini, one of two tribes that comprise the myoxid subfamily Leithiinae (Holden 1993; Wahlert et al. 1993). Through personal correspondence some workers have expressed dissatisfaction with the usage of the subfamily name Leithiinae for the phylogenetically related genera *Myomimus*, *Selevinia*, *Eliomys*, and *Dryomys*, because they feel that the extinct giant dormouse *Leithia* is such a derived genus that its name is not appropriate as a group name for the genera listed above. However, the usage of Leithiinae it is not a matter of personal preference, but a consequence of the nomenclatorial history of the subfamily outlined in Holden (1993: 765—766):

> "Lydekker (1895) proposed the family Leithiidae to separate the giant Pleistocene dormouse of Malta from other myoxids, and *Leithia* for the type genus. Major (1899) argued that *Leithia* was in fact a myoxid, and Leithiidae a junior synonym of Myoxidae. De Bruijn (1967) proposed Dryomyinae, which included *Leithia*, *Dryomys*, *Eliomys*, and other genera. The International Code of Zoological Nomenclature (1985) mandates that when a nominal taxon is lowered in rank in the family group, its type genus remains the same. Because Dryomyinae de Bruijn contains *Leithia*, the correct name for the subfamily is Leithiinae."

Unless the phylogenetic relationship of *Leithia* with the above genera is disproved, the valid subfamily name is Leithiinae.

Holden (1993) and Wahlert et al. (1993) discuss priority of the family name Myoxidae (type genus *Myoxus* Zimmermann, 1780) over Gliridae (type genus *Glis* Brisson, 1762). There has long been controversy over the validity of Brisson's name, because they are not Linnaean or binomial. The conservation of 11 of Brisson's mammalian names, including *Glis*, has recently been proposed by Gentry (1994), based on the argument that these names have had historical common usage, and this proposal is currently under consideration by the International Commission on Zoological Nomenclature. The argument of common usage for "over 230 years"(Gentry 1994) is incorrect in the case of *Glis*. As was explained in Wahlert et al. (1993), Gliridae has only been the most commonly used family name for dormice since 1945. The preference for Gliridae over Myoxidae arose with Simpson's (1945) classification of mammals; this work was cited in the Zoological Record for the year 1945, and the change from Myoxidae to Gliridae occurred in that volume (Wahlert et al. 1993). Simpson's (1945) endorsement of Gliridae was based purely on his by no means universally agreed upon opinion that Gliridae was unoccupied, and even if his opinion is accepted, he did not address the unavailability of the type genus name *Glis*. Hopwood (1947) clearly presents the unavailability of *Glis* for dormice. Therefore, whether or not one wishes to conserve Brisson's names is in this case irrelevant. *Glis* can be conserved, but it is not available for dormice. The oldest available name for dormice is *Myoxus* Zimmermann, valid in Linnaeus (1788) for dormice, and the valid family name is therefore Myoxidae (see also Holden 1993; and Wahlert et al. 1993).

Three extant species are currently recognized in the genus *Dryomys*: *D. laniger* Felten & Storch, 1968, *D. nitedula* (Pallas, 1778), and *D. sichuanensis* (Wang, 1985). The purpose of this paper is to describe and diagnose a new species of *Dryomys* from Balochistan, Pakistan, and to provide morphological comparisons by which the new species, *D. laniger* and *D. nitedula* may be distinguished. *Dryomys sichuanensis* was not available for inclusion in this study, but is discussed below and in Holden (1993).

D. laniger is known only from Karst regions in the western and central Toro (Taurus) mountains of Turkey, from 1620 to 2000 meters (Felten & Storch 1968; Spitzenberger 1976). All known specimens (21) were included in this study for comparison with *D. nitedula* and the new species. *D. laniger* and *D. nitedula* have been collected at nearby localities near Çiğlikara, Turkey, but appear to be ecologically and altitudinally separated (Felten & Storch 1968; Spitzenberger 1976).

D. nitedula has a broad distribution ranging from southeastern and central Europe, north and east to Russia, the Caucasus, the Balkans, Turkey, the Middle East, Afghanistan, Pakistan, and Central Asia. Holden (1993) details the distribution of *D. nitedula*, and gives citations of records of the species in each region. Representative samples of *D. nitedula* (total of 85 specimens) from Europe, Russia, the Middle East, the Caucasus, the Balkans, Afghanistan, Pakistan, and Central Asia were included in this study.

Dryomys sichuanensis was originally described as the only member of a new genus, *Chaetocauda*, and was placed in the subfamily Myomiminae (Wang 1985). However, based on Wang's (1985) comparative chart and photograph, the shape and details of the cranium (including proportions of the rostrum, nasals, palate, post-palatal region, and the zygomatic plate) and mandible are very similar to those of *Dryomys*, and the specimen in the photograph is not easily separable from some examples of *D. nitedula* examined for this study. Holden (1993) recognized *sichuanensis* as a distinct species of *Dryomys* pending further information, but the specific status of *D. sichuanensis* needs to be supported by a careful, comparative systematic study that includes samples of all species of *Dryomys*, as well as *Myomimus*, to test Wang's (1985) assertion that the Sichuan material is more closely related to that genus. An emended description and diagnosis of *D. sichuanensis* would be a valuable first step in assessing the phylogenetic affinities of the sichuan dormouse. *Dryomys sichuanensis* is known only from the type locality, a subalpine deciduous and coniferous forest in the Sichuan highlands (Wang 1985). Comparative material of *D. sichuanensis* was not available for inclusion in this study.

There has been no comprehensive revision of *D. nitedula* throughout its vast range; only a few regional studies are available. Craniodental characters and habitat data were analyzed for the subspecies in the former Republic of Yugoslavia by Kryštufek (1985). Ondrias (1966) discussed the taxonomy of the subspecies in Greece and southeastern Europe. A discussion of geographic variation of pelage color was given by Roesler & Witte (1969). Ognev (1947; 1963) provided a review and diagnoses based on pelage color for the subspecies occurring in the independent republics of the former U. S. S. R.. Rossolimo (1971) revised the subspecies of the independent republics of the former U. S. S. R. using cranial measurements and coat coloration. Of the preceding studies, only Kryštufek's (1985) includes bullar measurements. In this study, relative inflation of the bullae was found to be the most reliable cranial character in distinguishing the new species from *D. nitedula* and *D. laniger.*

Materials

Location of specimens: Specimens examined for this study are housed in the collections of the American Museum of Natural History, New York (AMNH); the Natural History Museum, formerly the British Museum (Natural History), London (BM(NH)); the Field Museum of Natural History, Chicago (FMNH); Naturhistorisches Museum Wien, Wien (NMW); Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt am Main (SMF); the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D. C. (USNM); and Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK).

Specimens examined: **New species**, n = 3: Pakistan, Balochistan, 1 mi E of Ziarat, BM(NH) 79.687—88, 2 ♀; Pakistan, Balochistan, Urak, 6500 ft, AMNH 217346 ♀.***Dryomys laniger***, n = 21: Turkey, Antalya, NMW 20460—62, 1 ♂ and 2 ♀; Turkey, Antalya, 20 km SSE Elmali, Bey Dağlari, Çiğlikara, 2000 m, SMF 33830 ♀; Turkey, Antalya, Bey Dağlari, Çiğlikara, NMW 20459 ♀; Turkey, Konya, Hadim Yayla, NMW 19311 ♀, Turkey, Konya, 25 km S Hadim, Inlice Yayla NMW 14494—95, 14500—01, 1 ♂ and 3 ♀; Turkey, Konya, 2 km W Kaş Yayla, NMW 14477—78, 1 ♂ and 1 ♀; Turkey, Niğde, northern Ala dağlari, Kara göl, NMW 20616 ♀; Turkey, Niğde, northern Ala dağlari, Yayla, NMW 20617 ♀; Turkey, Niğde, Madenköy, NMW 13274—76, 1 ♂ and 2 ♀; Turkey, Niğde, mtns S of Madenköy, NMW 13285—88, 1 ♂, 2 ♀ and 1?. ***Dryomys nitedula***, n = 85: Afghanistan, 17 mi. W. Kabul, Paghman, approx. 2600 m, BM (NH) 47.388—47.390, FMNH 103800—802, 103804—05, ZFMK 94.83, 4 ♂ and 5 ♀; Afghanistan, Salang-Nord, 2550 m, ZFMK 78.151 ♂; Austria, Galicia, BM(NH) 7.7.7.2886 ♀; Austria, Steiermark prov., Kleinalm, AMNH 176461 ♀; Azerbaijan, Zakataly distr., AMNH 176248 ♀; Croatia, Velika Kapela, Šuma Dumanic, 1030 m, BM(NH) 47.1082 ♂; Georgia, Bol'shoy Kavkaz (Caucasus), BM(NH) 75.12.1.1 ?; Greece, Tatoi, BM(NH) 8.10.2.24 ♀; Hungary, Herculesbad, BM(NH) 7.9.16.13—14, 1 ♂ and 1 ♀; Iran, Azarbayjan, Moghan, BM(NH) 77.3018 ?; Iran, Bakhtiari Va Chahar Mahall prov., Zagros mountains, Kuhrang Dam, 2624 m, BM(NH) 66.6740—41 2 ♀; Iran, Elburz mtns, 36 km W Firuz-Kook, USNM 341583 ♀; Iran, Esfahan, FMNH 112328 ♀; Iran, Kordestan, Hezar Darreh (Gezardarreh), FMNH 97682 ?; Iran, Kordestan, Sameleh, FMNH 97678—80, 3 ?; Iran, Lorestan, Khorramabad, AMNH 171194 ♀; Iran, Tehran, BM(NH) 25.9.9.2 ?; Iran, Tehran, 11 km ENE Tasham, USNM 369886 ♀; Iran, Tehran, 4 km N Varangrud, FMNH 97677 ♂; Italy, Cadore reg., Padola, USNM 174695 ♂; Kazakhstan, Alma-Ata, AMNH 245386 ♂; Kazakhstan, Panfilov (Djarkent), BM(NH) 14.5.10.75 ♂; Lebanon, Cedars of Lebanon (Cedres du Liban), BM(NH) 47.344 ?; Pakistan, Dir reg., 16 mi N. Dir, 2756 m, USNM 413716–19, 2 ♂ and 2 ♀; Pakistan, Kurram Valley, BM(NH) 7.6.8.4 ♂; Pakistan, Swat Kohistan, 5 mi. N of Kalam Rest House, USNM 413714–15, 2 ♂; Pakistan, Swat Kohistan, 6 mi. SW Utror, 2920 m, USNM 413720–21, 1 ♂ and 1 ♀; Israel, Jermaq, BM(NH) 51.323 ♀; Poland, Bialowieza forest, 108–215 m, BM(NH) 58.581, 59.283, 2 ♂; Romania, Carpathian mtns., Tatra Mountains, BM(NH) 19.7.7.2753 ♀; Romania, Dobrudscha BM(NH) 12.9.12.14–16, BM(NH) 12.12.17.12, 1 ♂, 2 ♀ and 1 ?; Russian Federation, northern Bol'shoy Kavkaz (Caucasus), Terasouskogo reg., BM(NH) 37.6.12.35 ♀; Russian Federation, Dagestanskaya Respublika, Usherskoye, AMNH 206584 ♀; Switzerland: Graubünden canton, Vulpera, Tarasp, 1000–1500 m BM(NH) 66.2723 ♂; Turkey, FMNH 122600–601, 2 ?; Turkey, Bitlis, Tatvan, FMNH 82164–65, 2 ♂; Turkey, Cilicischer Taurus, Burucek, ZFMK 64.703 ♀; Turkey, Cilicischer Taurus, Pozanti, 1400 m, ZFMK 65.192 ♀; Turkey, Murat Daği, Ushak, 2461 m, BM(NH) 5.10.6.2 ♀; Turkey, Tatvan, Vansee-Gebiet, 1750m–1850 m, ZFMK 68.297–68.304, 68.306–307, 68.309–310, 6 ♂ and 6 ♀; Turkey, Ulu Dağlari, 1400 m, USNM 327716–718, 2 ♂ and 1 ♀; Turkey, Ulu Dağlari, Bursa, BM(NH) 61.362 ♀; [former Yugoslavia] Republic of Macedonia, Korab Mountains, Cos-Alija, 1500–1550 m, BM(NH) 37.2.22.92–93, 37.3.22.95–97, 3 ♂ and 2 ♀; [former Yugoslavia] Republic of Macedonia, Prilep, Markova, Kula, BM(NH) 34.11.7.21 ♀; [former Yugoslavia] Serbia: Beograd (Belgrade) BM(NH) 75.8.24.4 ?.

Methods

Age criteria: Specimens were assigned to one of four age classes based primarily on stage of tooth eruption and wear, although degree of fusion of cranial sutures and pelage characteristics were also evaluated. Young adults through old adults were included in the principal components analysis and in computation of descriptive statistics and the ratio diagram.

Juvenile:	DP4 still present, or P4 not yet even with molar row.
Young Adult:	P4 level with the molar row, but exhibits little or no wear, and molars show little or no wear.
Adult:	All teeth display moderate wear (lingual and buccal facets worn, transverse ridges worn but not obliterated)
Old Adult:	All teeth very worn and sometimes sharply beveled or eroded buccaly, many or all transverse ridges obliterated or distorted, teeth often flattened almost down to the roots.

Sexual dimorphism: There are not enough examples of the new species, or *D. laniger*, to test whether there is significant sexual dimorphism. Kryštufek (1985) found no statistically significant differences between males and females of *D. nitedula*.

Anatomical terms: Most of the cranial foramina and ossifications referred to are illustrated for dormice in Wahlert et al. (1993), with the exception of the sphenopterygoid vacuities, and mesopterygoid and pterygoid fossae, which are figured in Musser & Holden (1991: 346).

Measurements: Cranial and dental measurements were taken with dial calipers graduated to tenths of millimeters. The limits of each measurement as taken by me are illustrated in figure 1. Skin measurements and body weights are those recorded by collectors on the original skin tags. Measurements are abbreviated in the text as follows:

LHB	length of head and body
LT	length of tail
LHF	length of hind foot
LE	length of ear
WT	weight, in grams
CIL	condylo-incisive length
ZB	zygomatic breadth
IB	interorbital breadth
BBC	breadth of braincase
BR	breadth of rostrum
LN	length of nasals
LD	length of diastema

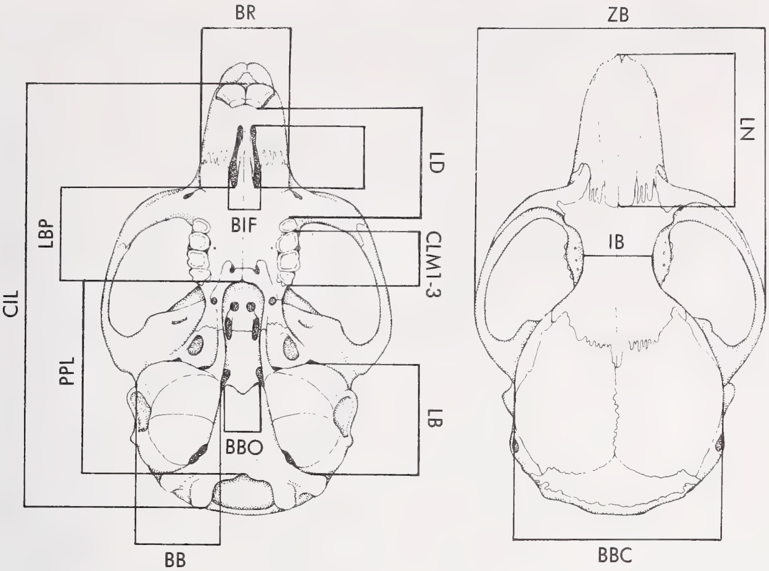


Fig. 1: Dorsal and ventral views of an adult *Dryomys nitedula* showing limits of cranial and dental measurements.

LBP	length of bony palate
LIF	length of incisive foramina
BIF	breadth of incisive foramina
CLM1−3	crown length of M1−M3
PPL	post-palatal length
LB	length of audirory bullae (to the anterior margin of the paraoccipital process)
BB	breadth of auditory bullae
BBO	breadth of the basioccipital.

Statistics: Descriptive statistics were calculated for each species (table 1). The geographically scattered samples of *D. nitedula* were pooled due to the very few numbers of specimens from each locality (often one specimen per locality). In addition, many crania were either broken or of juveniles, and could not yield complete measurement sets. I could not divide the specimens in such a way that reasonable geographic samples would yield enough complete or complimentary measurement sets to estimate means. Large series of the forest dormouse are uncommon, although Rossolimo (1971) did have access to large samples from several of the independent republics of the former U. S. S. R.. All samples of *D. laniger* were pooled due to small sample sizes, but because the species has a very limited geographic range the pooled samples may well represent one population. The three specimens of the new species are from two nearby localities and are considered to exemplify one population.

Differences between two sample means were tested by t-tests, and were considered significant at the $\alpha = 0.05$ level or lower.

Ratio diagram: Proportional craniometric relationships among species are illustrated by a ratio diagram (fig. 9). For each measurement, the absolute value of the mean and plus and minus two standard errors of the mean were converted to logarithms. For each dimension, the logarithm of the mean of the standard (*Dryomys nitedula*) was subtracted from the logarithm of the mean of *D. laniger* and the new species, and the logarithms of plus and minus two standard errors of the mean of the standard were subtracted from the logarithms of plus and minus two standard errors of the mean of the two comparative species. A species with the same proportions as the standard will be represented by mean values on a line parallel to that of the standard regardless of absolute size. If values for the species being compared with the standard are similar in absolute size, they will be close together on the diagram. Proportional differences will be indicated by deviation from a comparative species' hypothetical parallel line along the horizontal scale.

Principal components analysis: A principal components analysis was performed in SYSTAT 5.0 on a variance-covariance matrix computed from six log-transformed dimensions: length of hind foot, condylo-incisice length, crown length of the upper tooth row, length of bullae, breadth of bullae, and breadth of the basioccipital. These particular dimensions were chosen because they were informative and obtainable from most specimens; other measurements available from the same set of specimens had relatively low scores and did not aid in separation of the samples in multivariate space when included.

Dryomys niethammeri, new species

Holotype: BM(NH) 79.688, an adult female collected by D. G. W. Fulk, Rodent Control Research Center, original number CS958. There is no collecting date recorded on the skin tag, but the specimen was probably collected in 1976 (T. J. Roberts, personal comm.), and was accessioned by the BM(NH) in 1979 (P. D. Jenkins, personal comm.). The preparation consists of a stuffed skin in good condition (fig. 2) and slightly damaged skull (left jugal missing, right jugal broken, posterior margin of bony palate and left hammular process broken) (fig. 3).

Skin measurements recorded by the collector, and craniodental measurements taken by me are listed in table 1.

I verified the usual myoxid count of 8 mammae on the type skin: one pectoral, one postaxillary, one abdominal and one inguinal pair.

Type locality: Pakistan: Balochistan province; 1 mi E of Ziarat (30.25 N, 67.49 E).

Referred specimens: BM(NH) 79.687, collected from the type locality, and AMNH 217346, obtained from Pakistan, Balochistan, Urak (30.16 N, 67.11 E), 6500 ft.

Distribution: The known distribution of *D. niethammeri* includes only the localities at which the three referred specimens were taken, near Ziarat and in the Urak Valley at 6500 feet, in northeastern Balochistan (fig. 5). No additional information is recorded either on the holotype or on a second specimen taken at the type locality, but T. J. Roberts (personal comm.), who was in charge of establishing the Vertebrate Pest Control Center for which George Fulk collected, recalls that these animals were collected at an altitude of approximately 8500 feet. Roberts and colleagues trapped intensively near Ziarat, but collected only 7 dormice, including the holotype and second specimen housed at the BM(NH), plus 5 specimens in the collections of the Vertebrate Pest Control Laboratories of the Pakistan Agricultural Research Council. These additional five specimens are likely representatives of *D. niethammeri*, but unfortunately I was unable to verify their identity, because they could not be loaned for this study due to their fragile condition. Based on many trap nights during 1977—79, Roberts and colleagues (T. J. Roberts, personal comm.) found *D. niethammeri* to be uncommon in Balochistan. The five specimens collected by them were caught in snap traps baited with ripe fruit. Afsar Mian did not obtain *Dryomys* during 940 trap nights spent in Ziarat and Choatair (A. Mian, personal comm.).

A dormouse was seen by Jeremy A. W. Anderson, a keen and reliable naturalist, in Wam (just north of Ziarat), and a dormouse was trapped by him in the Ghishk range near Harboi (T. J. Roberts, personal comm.; also see discussion under *D. nitedula* in Roberts 1977: 249). The AMNH specimen of *D. niethammeri* from Urak was also collected by Anderson. If the specimen from Ghishk was preserved, its whereabouts are unknown. It is possible that the Wam sighting and Ghishk animal represented *D. niethammeri*, as the localities are in the same phytogeographic region as the new species.

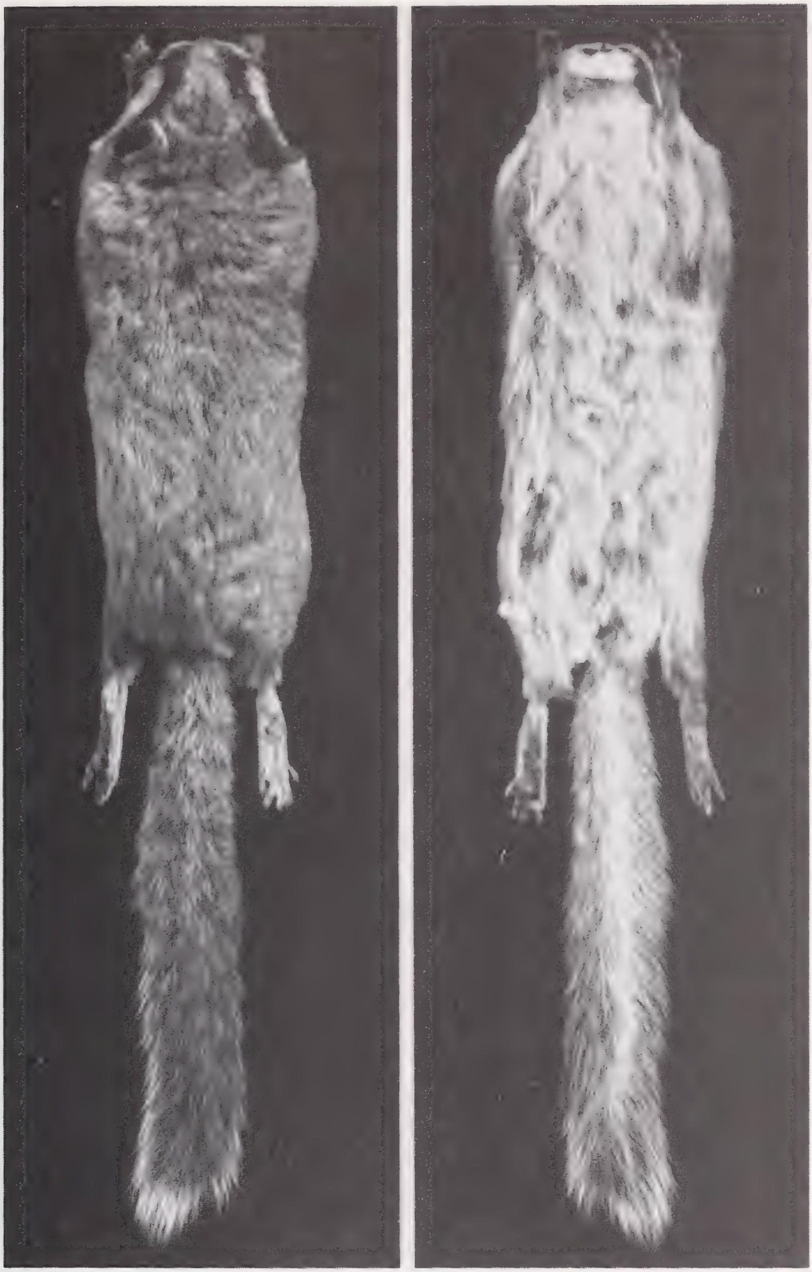


Fig. 2: *Dryomys niethammeri*, holotype (BMNH 1979.688). Dorsal and ventral views of stuffed skin.

Etymology: This species is named for Jochen Niethammer, whose extensive mammalian research encompasses forest dormice and biogeography of the Middle East and adjacent countries.

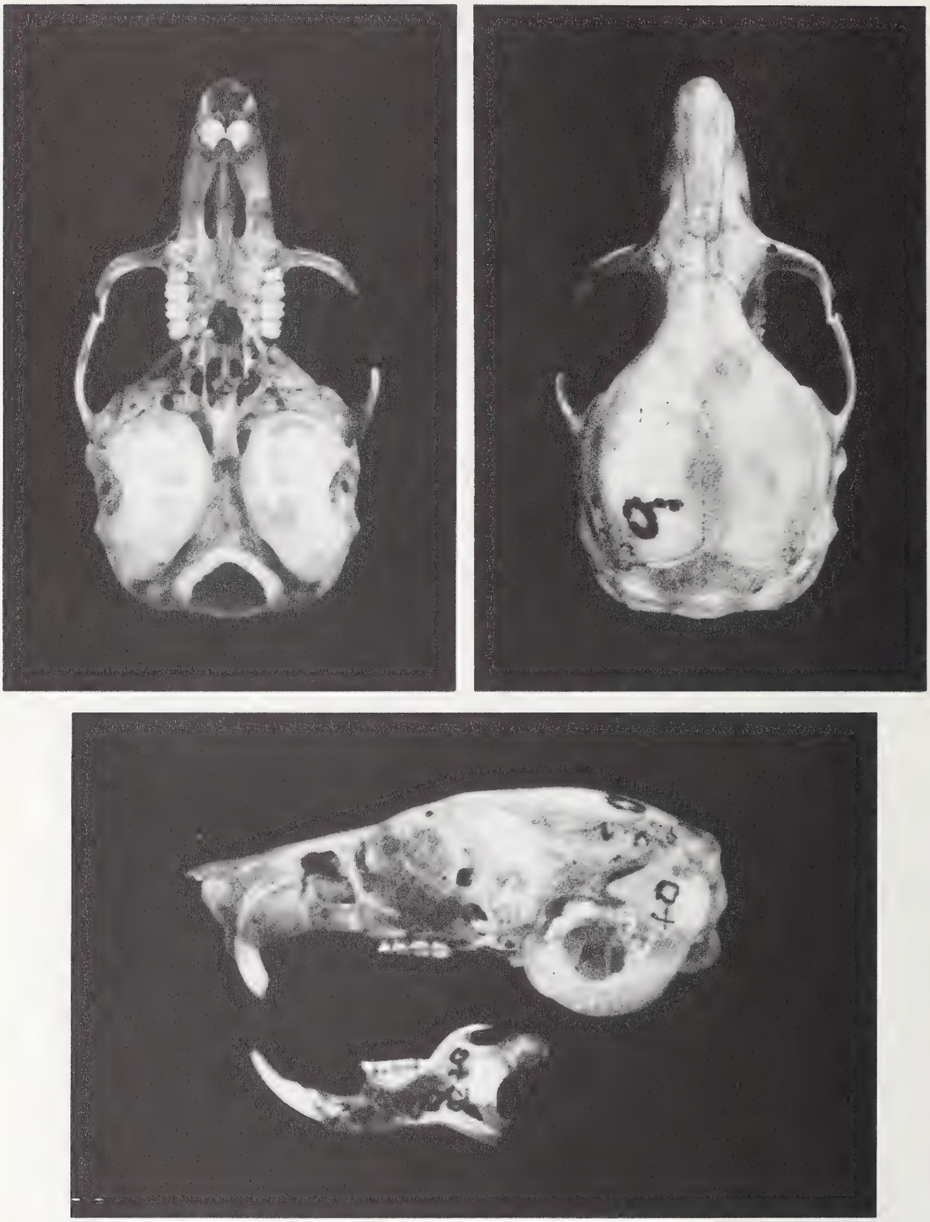


Fig. 3: *Dryomys niethammeri*, holotype (BMNH 1979.688). Dorsal and ventral views of cranium; lateral views of cranium and mandible. Approximately X2.5.

Diagnosis: *Dryomys niethammeri* is easily distinguished from *D. nitedula* and *D. laniger* by its absolutely and relatively larger bullae in length and breadth (figs. 6—9). The length and breadth of the incisive foramina are also absolutely and proportionally greater than those of the other two species examined (figs. 6, 9).

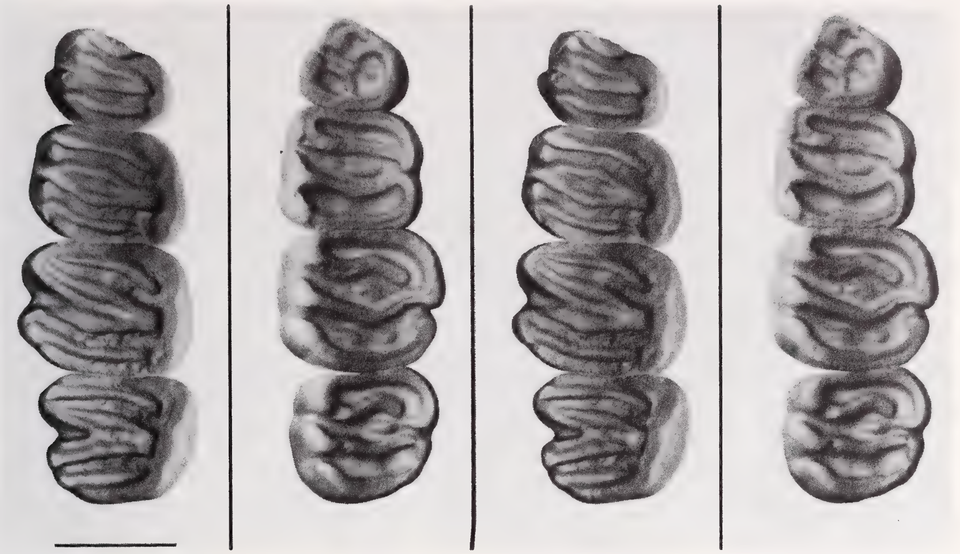


Fig. 4: *Dryomys niethammeri* (AMNH 217346), stereo pair of upper right and lower left dentition. P4 is at the top, left side is labial. Scale bar equals approximately 1 mm. (Reprinted from Wahlert et al. 1993, in which it was labeled *D. nitedula*).

Description of holotype and comparison with other species of *Dryomys*

Description: *Dryomys niethammeri* has pale fur and a tail approximately equal in length to head and body (table 1; fig. 2). The adult dorsal coat is an ashen tawny grey. The individual hairs are dark grey basally, with a broad ochre-cream middle band, and dark brown tips. Dark brown guard hairs are scattered inconspicuously throughout the dorsal fur. The underparts appear uniformly cream; the hairs are pure cream from the base to the tips. Some slightly longer hairs are sparsely distributed throughout the venter and may represent guard hairs; they too are cream from base to apex. The ventral coloration is moderately well demarcated from that of the dorsal pelage. The hairs of the dorsal fur measure 11—13 mm, and the guard hairs reach 15—16 mm. The underfur averages 5 mm, and the scant guard hairs are approximately 7 mm in length. Dorsal surface of the fore and hind feet are cream. A broad, brownish-black face mask begins in the midst of the whiskers, completely encompasses the eye, and terminates just anterior to the front of the ear (fig. 2). The band is broader over the eye, and is reduced to a thin line beneath. The tail appears tawny flecked with grey and cream above, with a conspicuous cream tip (fig. 2). This appearance is due to some of the individual hairs being dark grey at the base, with a broad cream middle band and dark brown tip. Other hairs are cream up to the dark brown apex. The ventral surface of the tail is paler than the upper side (fig. 2), and is mostly cream with some of the dark grey hair bases showing through. The young adult specimen from Urak has a greyer dorsal coat with a dilute tawny wash, and the tail is darker grey above and not as pale below as the two adults from near Ziarat.

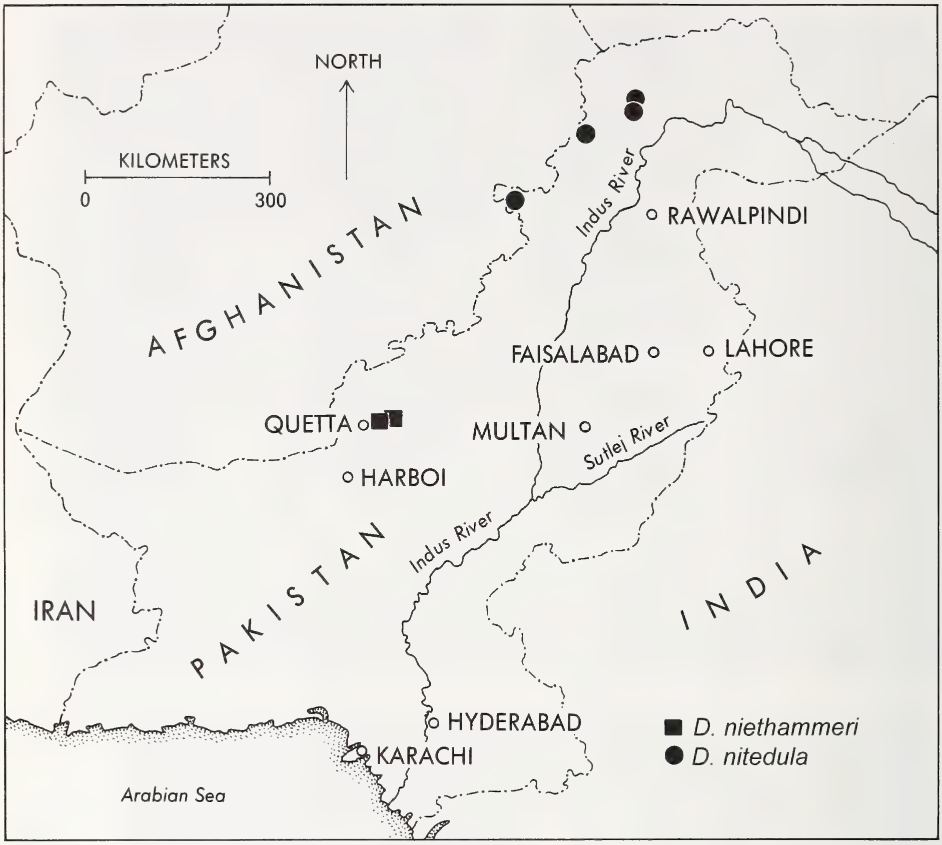

NORTH
KILOMETERS
0
300
AFGHANISTAN
PAKISTAN
IRAN
INDIA
Indus River
Sutlej River
RAWALPINDI
FAISALABAD
LAHORE
QUETTA
MULTAN
HARBOI
HYDERABAD
KARACHI
Arabian Sea
■ D. niethammeri
● D. nitedula

Fig. 5: Geographic distributions of *D. niethammeri* and *D. nitedula* in Pakistan.

The cranium is similar in size to that of *D. nitedula* (table 1; figs. 3, 6, 9). From a dorsal perspective the contours of the skull of the new species resemble those of *D. nitedula*, except that the inflated mastoid region of the auditory bullae results in a wider cranium posteriorly (figs. 4, 6), and the interorbital breadth is narrower relative to condylo-incisive length (fig. 9).

The relatively and absolutely large bullae dominate the basicranium of *D. niethammeri* (figs. 3, 6, 8, 9). The inflation of the bullae is so great that the basioccipital and basisphenoid bones are reduced to thin slivers. Large sphenopterygoid vacuities in the pterygoid fossae merge with the sphenopalatine vacuities dorsal to the palatine and hamular process sutures (fig. 8). The postpalatal region is elongated. The incisive foramina are constricted anteriorly, and are relatively long and broad (figs. 3, 6, 9).

When viewed laterally the distended bullae again are the most distinctive feature (figs. 3, 7). The dilated external auditory meatus is also evident, as is the greatly inflated mastoid region of the bullae.

Table 1: Comparisons of measurements (mm), and weight (g) among species of *Dryomys*. The mean plus or minus one SD, range (in parentheses), and number of specimens are listed for each measurement.

	D. niethammeri		*D. nitedula*	*D. laniger*
	Holotype	Pakistan (Including holotype)	Europe, Russia, Middle East, Central Asia	Turkey
LHB	99	101.0±2.82 (99—103) 2	97.2±9.70 (72—115) 55	89.9±3.96 (81—96) 17
LT	93	93±0.0 1	87.7±11.88 (61—119) 44	66.9±6.15 (51—74) 15
LHF	21	21.0±0.0 2	21.0±1.51 (18—24) 55	16.8±1.10 (13.8—18.2) 17
LE	18	19.9±1.41 (18—20) 2	14.9±2.38 (10.5—21) 52	14.4±1.38 (11.3—16.6) 16
WT	33	33.0±0.0 1	28.9±7.11 (20.0—42.1) 11	22.2±3.73 (13.9—27.9) 17
CIL	25.3	25.2±0.26 (24.9—25.4) 3	23.9±1.15 (21.0—25.7) 56	23.1±0.76 (21.4—24.8) 17
ZB	15.9	15.9±0.0 1	15.7±0.85 (14.0—17.6) 30	14.4±0.47 (13.7—15.5) 13
IB	4.1	3.9±0.15 (3.8—4.1) 3	4.1±0.19 (3.8—4.6) 39	4.2±0.16 (3.9—4.4) 18
BBC	13.3	12.9±0.75 (12.0—13.3) 3	12.8±0.39 (11.9—13.6) 37	12.6±0.26 (12.2—12.9) 12
BR	—	5.1±0.14 (5.0—5.2) 2	5.1±0.35 (4.5—5.7) 28	4.4±0.16 (4.2—4.6) 15
LN	9.1	9.3±0.26 (9.1—9.6) 3	9.1±0.44 (7.9—10.0) 36	8.4±0.47 (7.4—9.3) 13
LD	6.5	6.3±0.20 (6.1—6.5) 3	6.3±0.34 (5.4—6.9) 39	5.8±0.25 (5.2—6.2) 18
LBP	—	5.2±0.07 (5.1—5.2) 2	5.3±0.31 (4.7—6.0) 37	5.2±0.35 (4.7—6.0) 15
LIF	4.0	3.9±0.06 (3.9—4.0) 3	3.6±0.29 (2.9—4.2) 39	3.4±0.20 (2.9—3.6) 17
BIF	2.2	2.2±0.06 (2.2—3.3) 3	2.0±0.19 (1.6—2.3) 39	1.9±0.11 (1.7—2.1) 18
CLM1—3	2.9	3.0±0.10 (2.9—3.1) 3	3.1±0.19 (2.5—3.5) 59	2.9±0.16 (2.4—3.1) 18
PPL	—	12.1±0.35 (11.8—12.3) 2	11.1±0.66 (9.4—12.5) 53	10.7±0.35 (9.9—11.4) 14
LB	8.8	9.0±0.15 (8.8—9.1) 3	7.3±0.45 (6.5—8.3) 60	8.1±0.21 (7.7—8.6) 18
BB	5.8	5.9±0.15 (5.8—6.1) 3	5.0±0.29 (4.2—5.6) 55	5.3±0.18 (5.0—5.7) 17
BBO	1.5	1.4±0.10 (1.3—1.5) 3	2.0±0.26 (1.4—2.7) 57	1.4±0.16 (1.1—1.7) 16

The dentition of *D. niethammeri* is illustrated in figure 4. A detailed description and comparison of its teeth with those of *D. nitedula* and *D. laniger* is beyond the scope of this paper. The variation of dental characters in *D. nitedula* in southeastern Europe, the Middle East and Afghanistan has been documented by Daams (1981). Many of the samples of *D. nitedula* included here were studied at their home institutions and were not available to me for detailed examination under a high-powered microscope. The upper and lower dentition of *D. laniger* were illustrated in Felten & Storch (1968); however, variation of ridge patterns within the species has not been documented. Therefore, any attempted comparisons of dentition among the three species of *Dryomys* included here could be potentially misleading.

Comparison with *D. nitedula:* In overall size, general dorsal conformation of the skull, and relative cranial proportions, *D. niethammeri* and *D. nitedula* appear similar (figs. 6, 9), except for the wider mastoid region of *D. niethammeri*, noted above, and the narrower interorbital breadth relative to condylo-incisive length in *D. niethammeri* (fig. 9).

Viewed ventrally, the greatly swollen bullae of *D. niethammeri* readily distinguish that species from *D. nitedula* (figs. 6, 8). *Dryomys niethammeri* differs significantly from *D. nitedula* in length ($p < 0.0017$ and breadth ($p < 0.01$) of bullae, as well as breadth of the basioccipital ($p < 0.02$). The ratio diagram (fig. 9) shows how each of these dimensions of the new species differs relative to those of *D. nitedula*. Particularly conspicuous is the extremely narrow basioccipital of *D. niethammeri* when compared with *D. nitedula*; it is similar in actual size and proportion to that of *D. laniger*, which is a smaller animal than either the new species or *D. nitedula*. The length and breadth of the incisive foramina, as well as the length and breadth of the bullae are shown to be proportionally greater relative to condylo-incisive length, as compared with *D. nitedula* (fig. 9). In addition the crown length of molars 1—3 is shorter relative to condylo-incisive length in *D. niethammeri* than in *D. nitedula* (fig. 9).

The wide spatial separation of *D. niethammeri* from *D. nitedula* in the plot of the first two pricipal components (fig. 10) is due primarily to its much narrower basioccipital breadth, and greater bullar length along principal component one, and by its greater bullar length and breadth on the second principal component (table 2).

The prominent sphenopterygoid vacuities of *D. niethammeri* strongly contrast with the nearly absent condition of *D. nitedula* in ventral perspective (fig. 8). Only a few specimens of *D. nitedula* were found to have this expansion, and never as marked as in *D. niethammeri*. One of the specimens of *D. nitedula* from northwest Pakistan that displays this slight expansion is shown in figures 6 and 8; the small sphenopterygoid vacuity is barely visible near the medial margin of the left pterygoid fossa.

From a lateral view the expanded bullae and mastoid region readily discriminate *D. niethammeri* from *D. nitedula* fig. 7).

Pelage coloration is not useful in distinguishing *D. niethammeri* from *D. nitedula*. Though the dorsal coat of *D. nitedula* is reddish or yellowish brown, and sometimes dark grey throughout much of its range, Ognev (1947; 1963) and Rossolimo (1971) described some populations of *D. nitedula* from arid regions in the independent

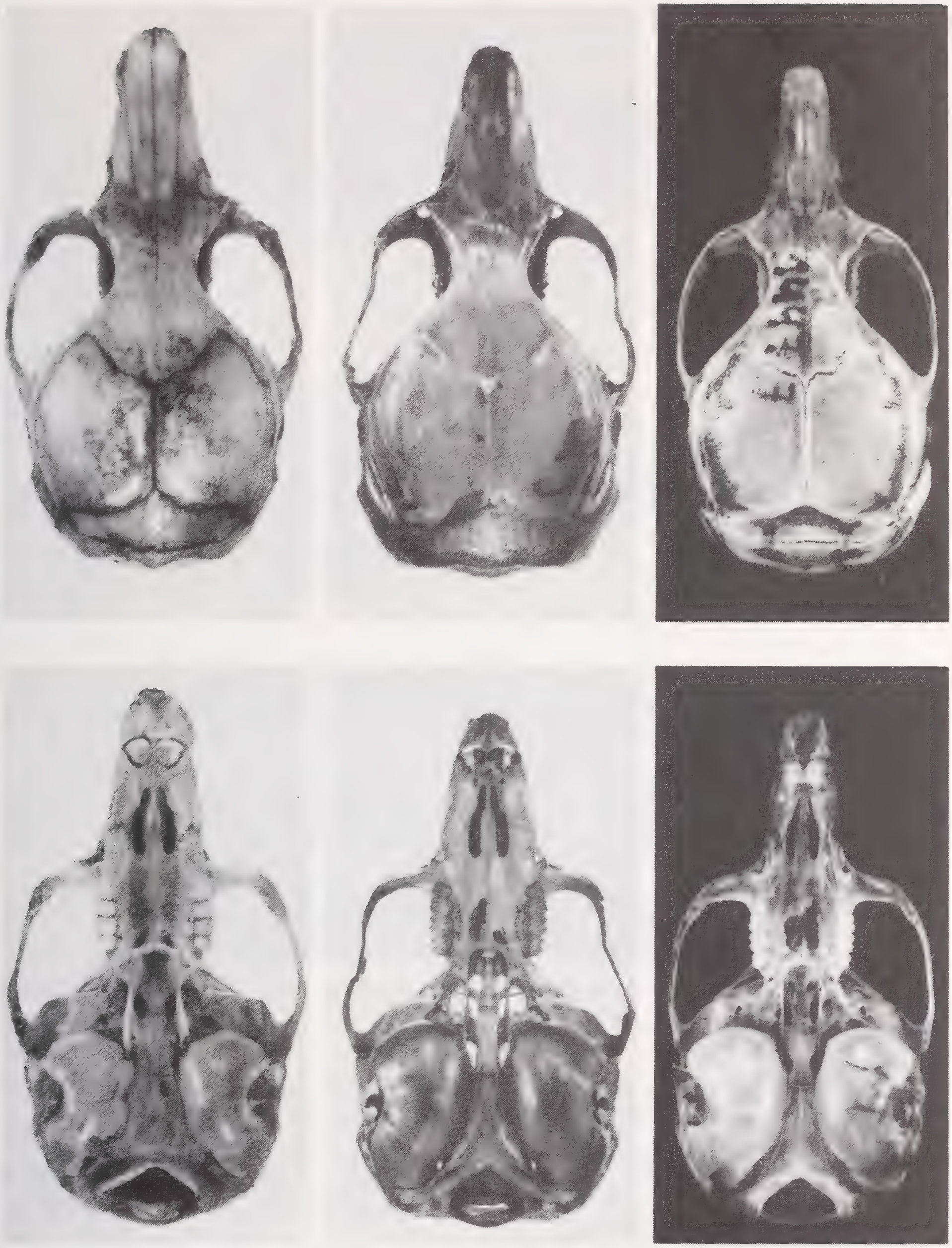


Fig. 6: Dorsal (top) and ventral (bottom) cranial views of *Dryomys*. **Left,** *D. nitedula*, adult, Pakistan (USNM 413715); **center,** *D. niethammeri*, young adult, Urak, Pakistan (AMNH 217346); **right,** *D. laniger*, adult, Turkey (NMW 14477). Approximately X2.5.

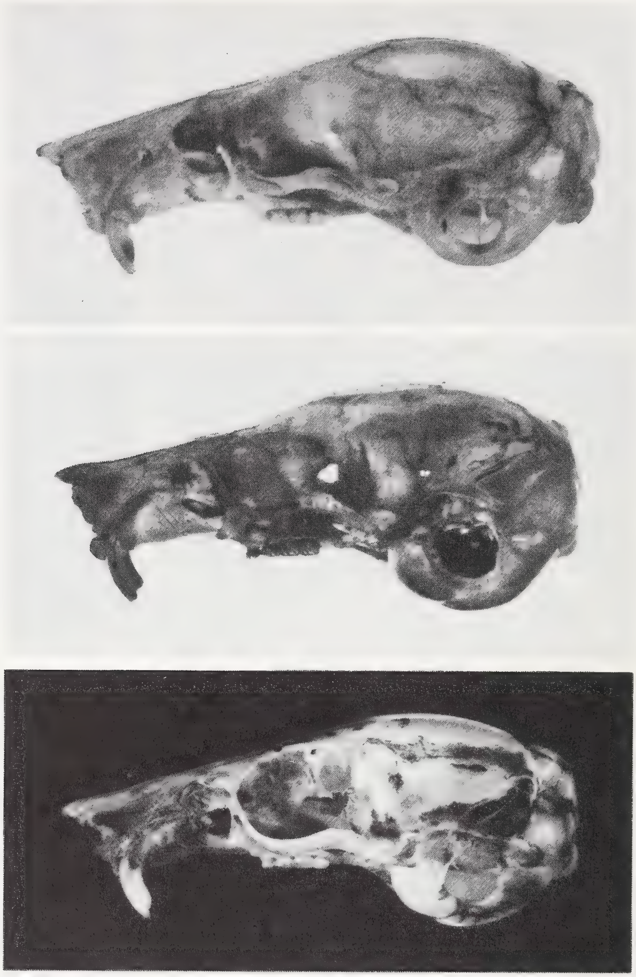


Fig. 7: Lateral cranial views of the same specimens shown in fig. 6. **Top,** *D. nitedula*; **center,** *D. niethammeri*; **bottom,** *D. laniger.*

republics of the former U. S. S. R. that have grey and yellowish grey fur. Most of the specimens from Iran included here are likewise ash or tawny grey above. The populations of *D. nitedula* in Iran need further study, however, as there are some differences in morphology between the paler examples and the more usual reddish brown specimens from that country. Two juveniles housed at the BM(NH) (66.6740—41) from the Zagros Mountains, Kuhrang Dam, have large bullae compared to adult specimens and other juveniles collected at nearby localities.

The striking dark, broad eye mask characteristic of *D. niethammeri* is also a hallmark of *D. nitedula*, and certainly provides no contrast between the two species.

Comparison with *D. laniger: D. laniger* is somewhat smaller in overall size than either *D. niethammeri* or *D. nitedula* (table 1; fig. 9). It also has a more delicate skull.

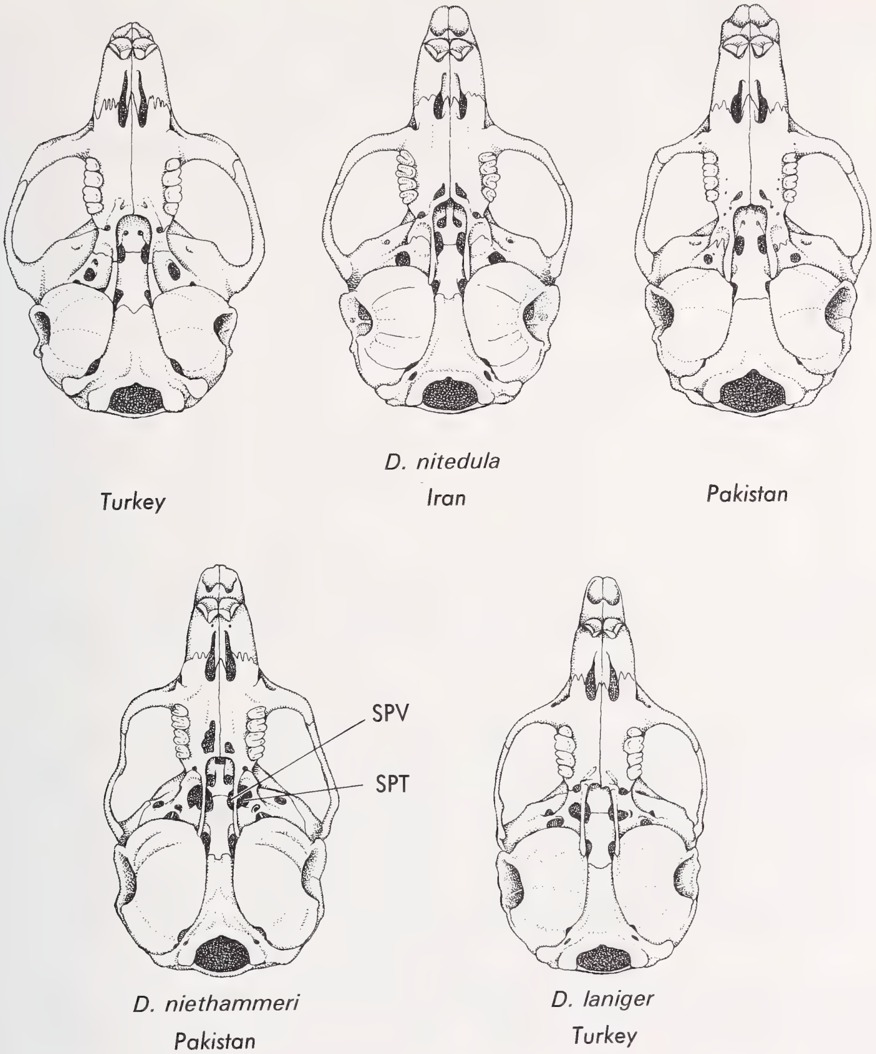


Fig. 8: Ventral proportional views of the three species comparing relative inflation of the auditory bullae, and size and position of the sphenopterygoid vacuities. *D. nitedula*: Turkey (FMNH 82165); Iran (FMNH 112328), Pakistan (USNM 413715). *D. niethammeri*: Pakistan (AMNH 217346). *D. laniger*: Turkey (NMW 20616). Abbreviations: **spt**, sphenopterygoid vacuity; **spv**, sphenopalatine vacuity.

From a dorsal perspective the inflated mastoid region results in a wide cranium posteriorly, as in *D. niethammeri*, but the narrow rostrum of *D. laniger* differentiates this species from both *D. niethammeri* and *D. nitedula* (fig. 6). In rostral breadth *D. laniger* differs significantly from both *D. niethammeri* ($p < 0.001$) and *D. nitedula* ($p < 0.02$), and its rostrum is also narrower relative to condylo-incisive length

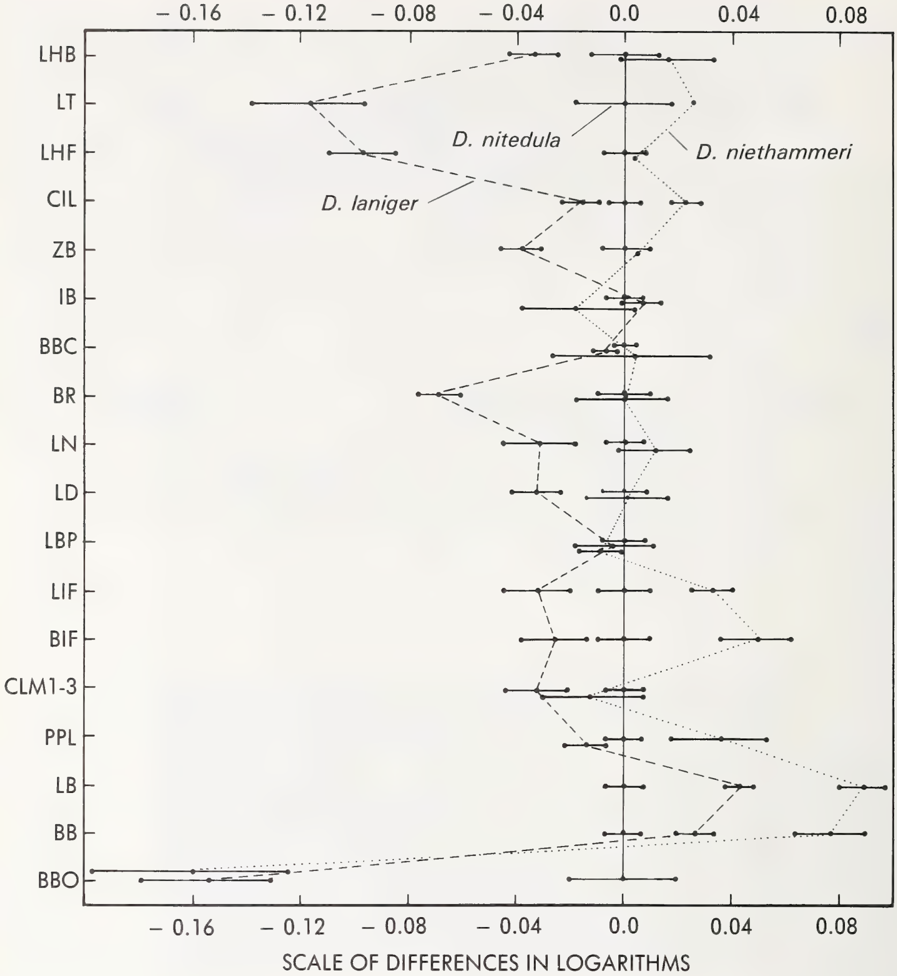


Fig. 9: Ratio Diagram. Proportional differences are compared among *Dryomys nitedula* (the standard), *D. laniger*, and *D. niethammeri*. Construction of the diagram is explained in Methods.

(fig. 9). The zygomatic breadth of *D. laniger* is also narrower than that of the other two species, both absolutely, and relative to condylo-incisive length (figs. 6, 9).

Dryomys laniger and *D. niethammeri* are similar in some features from a ventral perspective (figs. 6, 8). Both species have relatively enlarged bullae, and narrow basioccipital and basisphenoid bones. *Dryomys laniger* differs significantly from *D. nitedula* in basioccipital breadth ($p < 0.02$), as does *D. niethammeri*. The species does not significantly differ from *D. nitedula* in actual bullar length, but proportionally the bullae of *D. laniger* are much larger than those of *D. nitedula*. Though the auditory bullae of *D. laniger* are similar in proportion to *D. niethammeri*, bullar length in *D. laniger* averages significantly shorter than in the new species ($p < 0.001$).

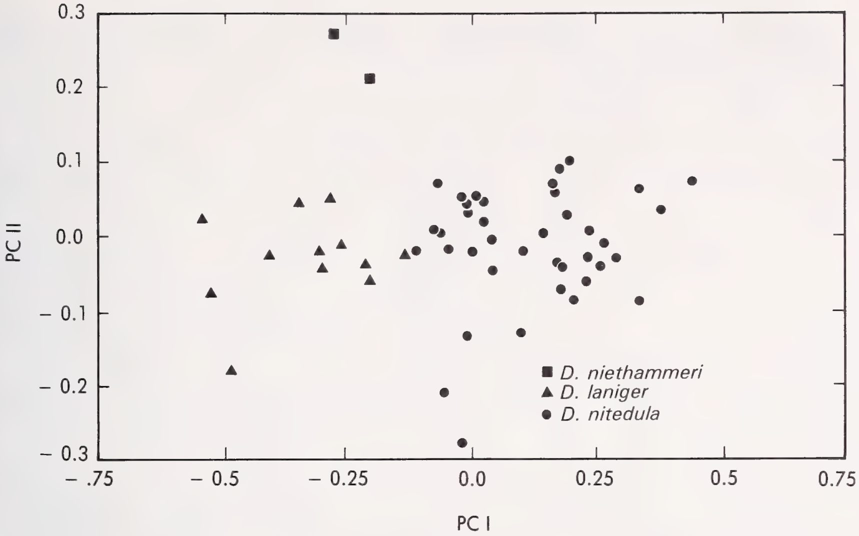


Fig. 10: Principal components scores of young adult through old adult examples of *Dryomys nitedula* (n = 40), *D. laniger* (n = 12), and *D. niethammeri* (n = 2) that yielded complete measurement sets, projected onto principal components one and two. Variables included and loadings are listed in table 2.

The ratio diagram (fig. 9) summarizes the similar proportions of the bullar region of *D. laniger* and *D. niethammeri* relative to *D. nitedula.* As with *D. niethammeri,* sphenopterygoid vacuities are also consistently present in *D. laniger* (figs. 6, 8). The thinner rostrum and smaller general size distinguish *D. laniger* from *D. niethammeri* when viewed from beneath (figs. 6, 8, 9).

Viewed laterally (fig. 7), the greatly inflated bullae and mastoid regions of *D. laniger* and *D. niethammeri* are very similar, except that the overall larger size of *D. niethammeri* separates it from *D. laniger.*

Based on one specimen Felten & Storch (1968) found no difference in length of tooth row between *D. laniger* and *D. nitedula.* The additional 20 specimens included here corroborate their findings, as the mean difference in length of molar row between the two species is not significant ($p < 0.3$).

The pelage coloration of *D. laniger* is ash grey above, and creamy beneath, and is not easily distinguished from *D. niethammeri.* However, *D. laniger* differs from both D. niethammeri and *D. nitedula* in that there is a only a thin brownish-black ring encircling the eyes, not the broad mask found in the other two species. The ventral fur of *D. laniger* is dark grey at the base and white proximally, whereas that of *D. niethammeri* is cream from the base to the apex. A few examples of *D. nitedula* from Iran also have uniformly pale hairs comprising the ventral coat. *D. laniger* exhibits a more distinctly bicolored tail (grey flecked with white above, white beneath) than either *D. niethammeri* or *D. nitedula,* though the undersides of the tails of the latter two species are also paler than the top. Skins of *D. laniger* have been figured in Felten & Storch (1968) and Spitzenberger (1976).

Table 2: Results of Principal Components Analysis. The variable with the lowest loading on PC I is CIL, an index of size. Because there are minimal cranial size differences between the three species, separation along PC's I and II is due mostly to contrasts in shape (see also fig. 10, and discussion in Methods).

Variable	PC I	PC II
CIL	0.019	0.032
CLM1—3	0.045	0.023
LB	— 0.054	0.043
BB	— 0.032	0.043
BBO	0.198	— 0.017
LHF	0.098	0.055
Eigenvalue	0.055	0.006
% Variance	75.26	11.65

Dryomys laniger has significantly shorter hind feet than either *D. nitedula* ($p < 0.05$) or *D. niethammeri* ($p < 0.001$), and appears to have a much shorter tail (table 1). Tail length measurements vary widely according to collector, but the discrepancy between tail length of *D. laniger* and the other two species is great. The hind feet and tail are much shorter relative to length of head and body in *D. laniger* than in *D. nitedula* and *D. niethammeri* (fig. 9).

The segregation of *D. laniger* from the new species and *D. nitedula* in the principal components plot (fig. 10) reflects the differences discussed above. It is separated from *D. nitedula* along principal component one by its narrower basioccipital breadth, relatively longer bullae, and to some degree shorter hind feet. The new species is not separated from *D. laniger* on the first axis, because even though the hind feet of *D. laniger* are shorter than those of *D. niethammeri*, basioccipital breadth loads highest on this component and *D. niethammeri* is even more extreme in the relative constriction of this region, and also has very large bullae (table 1; fig. 9). *Dryomys niethammeri* is separated along the second principal component from *D. laniger* due to the combination of a higher loading of hind foot and bullar length on this component (fig. 10).

Notes on climate, phytogeography and the distribution of *Dryomys* in Pakistan

The distinctions between *D. niethammeri* and *D. nitedula* in morphological characters is paralleled by differences in climate and habitat in Pakistan. The localities from which *D. niethammeri* has been taken is characterized by lower annual mean rainfall, and a drastically lower efficiency of precipitation than the more northern localities where *D. nitedula* occurs (Kureshy 1978). Those who have worked in the vicinity of Ziarat and other parts of Balochistan characterize the environment as being extremely arid and desiccating (T. J. Roberts, personal comm.). *Dryomys niethammeri* occurs in dry steppic juniper forest, and *D. nitedula* (in Pakistan) has been found only in dry steppic oak forest. Each forest type is discussed below. Further data on the distributional limits and ecology of the two species is needed to determine whether or not the differences in climate and plant associations are important parameters directly or indirectly influencing the distribution of the two species in Pakistan.

The localities from which *D. niethammeri* was collected are in the Western Irano-Turanian phytogeographic subregion (Ali & Qaiser 1986; T. J. Roberts, personal comm.). Roberts (1977, and personal comm.) and A. Mian (personal comm.) consider Ziarat, Urak, as well as Wam to represent fairly uniform habitats. The vegetation characteristic of Ziarat consists of dry steppic juniper forest of scattered *Juniperus excelsa* (= *macropoda*), with undershrubs of *Sophora griffithii* and *Artemisia maritima*, mixed with scattered *Prunus eburnia* and *Berberis baluchistanica* (Beg 1975: 37, Champion et al. 1965; Roberts 1977: 8, and personal comm.). Champion et al. (1965: plate 30) provide an illustration of dry juniper forest near Ziarat, and Roberts (1977: plate 2b) also figures this forest type at 8500 ft. At higher elevations the Urak valley is ecologically similar to Ziarat, though at 6500 ft there would be less *Juniperus* and more stunted bushes, or small trees, including *Pistacia cabdulica*, *Fraxinus xanthoxyloides*, and *Celtis caucasica*; the understory would be similar to that of Ziarat (Roberts 1977: 8, and personal comm.). The same is true of Wam and the Ghishk range.

Dryomys nitedula has been collected in Pakistan in the North-West Frontier Province from Dir and Swat Kohistan, and the Kurram Valley (fig. 5). All of these localities are in the Sino-Japanese phytogeographic region (Ali & Qaiser 1986), although some workers feel that the Safed Koh range that straddles the Afghanistan/ North-West Frontier Province, from which the Kurram Valley specimen was taken, belongs in a third, un-named phytogeographic region that includes North Waziristan at higher elevations, and the Safed Koh range (T. J. Roberts, personal comm.). Each *D. nitedula* specimen was obtained from steppic dry oak forest characterized by the Holly Oak (*Quercus ilex*) and stunted *Pinus wallichiana* or *Pinus geradiana*, with a scattering of *Juniperus excelsa* (Beg 1975: 34; Roberts 1977: 8, and personal comm.). The distribution and detailed floristic characterization of dry oak forests in Pakistan are given by Champion et al. (1965).

Relationships

The relationships of the three species of *Dryomys* included here are unclear. A phylogenetic analysis was not undertaken because the characters documented for the new species thus far are mostly related to an inflated bullar region, except for the greater length and breadth of the incisive foramina, and the combinations of dimensional proportions discussed above. If bullar characters overwhelmed a data set used in phylogenetic analysis, *D. laniger* and *D. niethammeri* would appear to be close relatives. However, *D. laniger* has a very distinctive narrow rostrum, shorter hind foot and tail, and narrower eye ring than the new species; these differences emphasize the possibility that the similarity in ear regions of the two species may well be convergent.

Independent character sets are needed to address the phylogenetic relationships within the genus *Dryomys*. It is possible that details of the dentition (occlusal patterns, for example), male reproductive tract morphology, or molecular data would provide the needed resolution. A much needed revision of *Dryomys nitedula* throughout its range should include at least some of these characters, and further comparisons of that species with *D. laniger* and *D. niethammeri*, as well as *D. sichuanensis*.

Acknowledgements

The following curators provided access to specimens included in this study: Michael Carleton (USNM), Rainer Hutterer (ZFMK), Paula Jenkins (BM(NH)), Bruce Patterson (FMNH)), Ross MacPhee (AMNH), Guy Musser (AMNH), Friederike Spitzenberger (NMW), and Gerhard Storch (SMF). I thank Steve Goodman, Afsar Mian, and Tom Roberts for taking their time to share personal field experiences and knowledge of the flora of Pakistan to someone who has never set foot in the country. John Wahlert generously contributed his original illustration of the dentition of the new species, and Paula Jenkins' photographs of the holotype are greatly appreciated. The following people provided consultation regarding methods, illustration, and/or content: Eric Brothers, Michael Carleton, Guy Musser, James Patton, Tom Roberts, and John Wahlert. Special thanks go to Annette Bachner for her voluntary services, Ellen Sexton and Don Clyde of the AMNH library, and Patricia Brunauer, Wolfgang Fuchs, Helmut Sommer, and Muriel Williams of the Department of Mammalogy, AMNH. Peter and Alena Goldberg, and Dave Schmidt produced superb photographs on very short notice, and Patricia Wynne rendered her usual high quality, distinctive illustrations.

Zusammenfassung

Eine neue Schläferart, *Dryomys niethammeri* n. sp. (Rodentia, Myoxidae), wird aus Baluchistan, Pakistan, beschrieben. Ihre Morphologie wird mit der von *D. laniger* und *D. nitedula* verglichen. Ähnlich wie *D. laniger* hat die neue Art stark vergrößerte Ohrblasen und vergrößerte Sphenopterygoidgruben. Dies bedeutet nicht zwingend eine enge Verwandschaft zwischen beiden Arten, da *D. laniger* andere Spezialentwicklungen aufweist, die eine konvergente Entstehung der beiden Arten gemeinsamen Merkmale nahelegen. Zum gegenwärtigen Zeitpunkt bleiben die phylogenetischen Beziehungen zwischen den Arten der Gattung *Dryomys* ungelöst. *D. nitedula* und die neue Art kommen in Pakistan offenbar in verschiedenen Pflanzengesellschaften vor, deren Zusammensetzung diskutiert wird.

References

Ali, S. I. & M. Qaiser (1986): A phytogeographical analysis of the phanerogams of Pakistan and Kashmir. — Proc. Royal Soc. Edinburgh 89B: 89—101.

Beg, A. R. (1975): Wildlife habitats of Pakistan. — Bulletin No. 5 (Botany Branch), Pakistan Forest Institute, Peshawar.

Champion, H. G., S. K. Seth & G. M. Khattak (1965): Forest types of Pakistan. — Pakistan Forest Institute, Peshawar.

Daams, R. (1981): The dental pattern of the dormice *Dryomys*, *Myomimus*, *Microdyromys* and *Peridyromys*. — Utrecht Micropaleontol. Bull., Special Publ. 3: 1—115.

De Bruijn, H. (1967): Gliridae, Sciuridae y Eomyidae (Rodentia, Mammalia) miocenos de Calatayud (provincia de Zaragoza, España) y su relación con la biostratigrafia del area. — Bol. Institut. Geol. Min. España 78: 187—373.

Felten, H. & G. Storch (1968): Eine neue Schläfer-Art, *Dryomys laniger* n. sp. aus Kleinasien (Rodentia: Gliridae). — Senckenberg. biol. 49: 429—435.

Gentry, A. (1994): Case 2928. Regnum Animale . . ., Ed. 2 (M. J. Brisson, 1762): proposed rejection, with the conservation of the mammalian generic names *Philander* (Marsupialia), *Pteropus* (Chiroptera), *Glis*, *Cuniculus* and *Hydrochoerus* (Rodentia), *Meles*, *Lutra* and *Hyaena* (Carnivora), *Tapirus* (Perissodactyla), *Tragulus* and *Giraffa* (Artiodactyla). — Bull. Zool. Nomenclature 51: 135—146.

Hartenberger, J.-L. (1994): The evolution of the Gliroidea. — Pp. 19—33, in Rodent and Lagomorph Families of Asian Origins and Diversification (Y. Tomida, C. K. Li, & T. Setoguchi, eds.), National Science Museum Monographs, No. 8, Tokyo.

Holden, M. E. (1993): Family Myoxidae. — Pp. 763—770, in Mammal Species of the World, a taxonomic and geographic reference, 2nd ed. (D. E. Wilson and D. M. Reeder, eds), Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Hopwood, A. T. (1947): The generic names of the mandrill and baboons, with notes on some of the genera of Brisson, 1762, — Proc. zool. Soc. London 117: 533—536.

International Commission on Zoological Nomenclature (1985): International Code of Zoological Nomenclature. Third ed. — University of California Press, Berkeley.

Kryštufek, B. (1985): Forest dormouse *Dryomys nitedula* (Pallas 1778) — Rodentia, Mammalia — in Yugoslavia. — Scopolia 1985 (9): 1—36.

Kureshy, K. U. (1978): A geography of Pakistan. — Oxford University Press, Karachi.

Linnaeus, C. (1788): Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis synonymis, locis. Vol. I. Regnum Animale. Class I, Mammalia. Thirteenth ed. (revised by J. F. Gmelin). — G. E. Beir, Lipsiae.

Lydekker, R. (1895 [1896]): On the affinities of the so-called extinct giant dormouse of Malta. — Proc. Zool. Soc. Lond. 1895: 860—863.

Major, C. I. F. (1899): On fossil dormice. — Geol. Mag., Decade 4, 6 (425): 492—501.

Musser, G. G. & M. E. Holden (1991): Sulawesi rodents (Muridae: Murinae): Morphological and geographical boundaries of species in the *Rattus hoffmanni* group and a new species from Pulau Peleng. — Pp. 322—413, in Contributions to mammalogy in honor of Karl Koopman (T. A. Griffiths and D. Klingener, eds.), Bull. Am. Mus. nat. Hist. 206, New York.

Ognev, S. I. (1947): Zveri SSSR i prilezhashchikh stran: Gryzuny (prodolzhenie). (Zveri vostochnoi Ecropy i severnoi Azii). — Akadem. Nauk SSSR 5: 1—809.

Ognev, S. I. (1963): Mammals of the USSR and adjacent countries: Rodents (continued). (Mammals of eastern Europe and northern Asia). (Translation of Ognev, 1947). — Israel Program Sci. Translat. Jerus. 5: 1—662.

Ondrias, J. C. (1966): The taxonomy and geographical distribution of the rodents of Greece. — Säugetierk. Mitt. 14, Sonderheft 1: 1—136.

Pallas, P. S. (1770—1780): Spicilegia zoologica, quibus novae imprimus et obscurae animalium species iconibus. descriptionibus atque commentariis illustrantur cura P. S. Pallas. (fasc. 11—12 imprint 1777—78; fasc. 13 imprint 1779; fasc. 14 imprint 1780). — Berolini, prostant apud Gottl. August.

Roberts, T. J. (1977): The mammals of Pakistan. — Ernest Benn Limited, London.

Roesler, U. & G. R. Witte (1969): Chorologische Betrachtungen zur Subspeziesbildung einiger Vertebraten im italienischen und balkanischen Raum. — Zool. Anz. 182: 27—51.

Rossolimo, O. L. (1971): [Variability and taxonomy of *Dryomys nitedula* Pallas]. — Zool. Zhurn. 50: 247—258.

Simpson, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. — Bull. Am. Mus. nat. Hist. 85: 1—350.

Spitzenberger, F. (1976): Beiträge zur Kenntnis von *Dryomys laniger* Felten und Storch, 1968 (Gliridae, Mammalia). — Z. Säugetierk. 41: 237—249.

Wahlert, J. H., S. L. Sawitzke & M. E. Holden (1993): Cranial anatomy and relationships of dormice (Rodentia, Myoxidae). — Am. Mus. Novitates 3061: 1—32.

Wang, Y. (1985): [A new genus and species of Gliridae — *Chaetocauda sichuanensis* gen. et sp. nov.]. — Acta Theriol. Sinica 5: 67—75.

Mary Ellen Holden, Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley. Present address: Department of Mammalogy, American Museum of Natural History, Central Park West at 79th Street, New York, New York 10024.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 132	Bonn, Juni 1996

Book Review

Filipucci, M. G., Ed. (1995): *Proceedings of the II Conference on Dormice (Rodentia, Myoxidae).* Hystrix N.S., Vol. 6 (1994), 340 pp.

This volume includes 31 papers presented at the second conference on dormice held at Fuscaldo, Italy, from 15—19 May, 1993. Looking at the contents of these papers alone, this must have been a very successful meeting. Five headings form a frame for the contributions. Under "Systematics and Evolution" Daams and de Bruijn propose a classification of the Gliridae on the basis of dental morphology, a comprehensive review which includes information on all the fossil taxa as well. Storch discussed the phylogeny of Palaearctic dormouse genera, and further fourteen authors present new data on chromosomes and biochemical and morphological variation of dormice. Violani and Zava analyze the scientific correspondence of Linnaeus and Scopoli and document that Carolus Linnaeus was totally unacquainted with the edible dormouse which he named *Sciurus Glis*, and that he made mistakes when copying from letters of his Slovenian correspondent Giovanni Antonio Scopoli. As a consequence, they fix the classical type locality in Slovenia, and propose a new name for the subspecies of central Europe. The chapter "Biogeography" contains seven papers on the distribution and status of dormice in Italy, Czech Republic, Latvia, Lithuania, and Croatia. "Morphology and Physiology" contains four papers on thermoregulation, coronary artery anatomy, cranial variation, and a review of phallic and bacular anatomy of the European species. "Ecology and Ethology" contains seven papers on predators, dispersal behaviour, population density, population structure and dynamics, and cave dwelling behaviour. Two papers deal with the biology of non-European species, the Japanese (*Glirulus*) and African (*Graphiurus*) dormice. Under "Conservation and Management" three papers conclude the volume. They deal with conservation aspects in England and Italy, and Carpaneto and Cristaldi present an interesting review of the relations between dormice and humans in the past and present.

The conference also discussed the at that time brandnew conclusion of Mary Ellen Holden, expressed in her chapter on the Myoxidae in the 1993 book "Mammal Species of the World" (Wilson & Reeder eds.), that Myoxidae was the valid name for the group. Except for Daams and de Bruijn, most other authors in this volume now use Myoxidae, and Ernesto Capanna states in his Forword: "Now it is sure. The amusing sleepy-head of our woods can no more be called *Glis glis*; and his relatives can no more be called Gliridae: rules of nomenclature priority impose the names *Myoxus glis* and Myoxidae." It is amusing that a small community of experts on this family can easily accept this change as a kind of routine in living taxonomy, while at the same time a battle is going on in the pages of the "Bulletin of Zoological Nomenclature" in order to save the Gliridae.

Maria Grazia Filipucci, one of the organizers of the meeting and now editor of its proceedings, is to be congratulated for this interesting volume on the dormice family, whatever the scientific community will agree upon to call it in the future.

R. Hutterer (Bonn)

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 133—140	Bonn, Juni 1996

On morphologically similar species in the genus *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea)

M. I. Baskevich

Abstract. Morphologically similar species of the genus Sicista occurring within the boundaries of the former Soviet Union are reviewed. A narrow species concept is applied, principally based on the results of extensive chromosomal studies. Three species complexes and eight species are recognized. Some new diagnostic characters in the localization of the NOR and heterochromatin as well as in the size and shape of the sperm head are described.

Key words. Karyotypes, NOR, heterochromatin localization, sperm morphology, systematics, sibling species, *Sicista*, Palaearctica, FSU.

Introduction

Advances in karyology during the last three decades, including the analysis of chromosomal complements, have been instrumental in demonstrating that taxa regarded as "broad polytypic species" are in fact composed of several more narrowly defined species. As a result, the number of recognized species in taxonomically rather well-studied groups such as mammals is increasing, and we appear to return to the narrow species concept (Vorontsov 1980).

The current view of the systematics of the Palaearctic genus *Sicista*, whose range stretches from the Scandinavian Peninsula to Sakhalin and from Lower Pechora to China and Kashmir, also shows this tendency.

For a long time the taxonomy of this genus was based on the comparative analysis of body dimensions, colour patterns, and the morphology of the external reproductive organs. At this stage the taxonomy of *Sicista* was contradictory and disagreement existed as to the number of species in this genus (Vinogradov 1925; Ognev 1948; Ellerman & Morrison-Scott 1951; Gromov et al. 1963; Kuzjakin 1963; Bobrinski et al. 1965).

More recently the application of cytogenetical techniques has significantly increased the number of recognized taxa. 12 species of birch mice are now distinguished on the territory of the Former Soviet Union only (Sokolov et al. 1981, 1982, 1986a, b, 1989; Sokolov & Baskevich 1988, 1992), and have provisionally been listed in the world checklist of mammals (Holden 1993). Most of the species are morphologically very similar, although their morphology has not yet been documented in detail. The aim of this paper is to review these morphologically similar species of *Sicista*, to evaluate their similarities and differences, and to introduce some new diagnostic characters.

Material and methods

The material studied includes the specimens of birch mice mentioned in our previous articles (Sokolov et al. 1981, 1986a, b, 1989; Sokolov & Baskevich 1988, 1992). Additional material includes specimens of *S. strandi* from Cis-Caucasus, Stavropol district, Sergievka area (2 ♂, 1 ♀), from North Ossetia, Mountain Zeka area (2 ♂, 1 ♀), specimens of *S. kluchorica* from Azau station in Kabarda-Balkaria (2 ♂), and of *S. caucasica* (4 ♂) from the village Archyz in the Stavropol district.

Specimens used for chromosomal banding were collected at the following localities: *S. betulina* (2 ♂) from the mountain Goverla area in the Carpathians; *S. strandi* (2 ♂, ♀) from the Stavropol district, Sergievka area; *S. severtzovi* (♀) from the Kursk region, Central Chernozem Reserve; *S. subtilis nordmanni* (2 ♂) from the Donets region.

Preparations of mitotic chromosomes were obtained by means of the general air-drying technique. The C-banding staining procedure was carried out according to Sumner (1972) and NOR-banding according to the method of Howell & Black (1980).

Sperm measurements were taken with the aid of an ocular micrometer at a magnification of x1500 from air-dried and Giemsa stained smears of epididymal sperm. Maximum length and width were measured. 20 cells of 1 to 2 animals of each species were measured.

Sperm measurements were taken from specimens of birch mice collected at following localities: *S. betulina* — Noginsk area, Moscow region and mountain Goverla area in the Carpathians; *S. strandi* — Kursk region and Kabarda Balkaria, Haimashi; *S. severtzovi* — Kursk area; *S. subtilis nordmanni* — Donets and Cherson regions; *S. caucasica* — village Archyz area in the Stavropol district; *S. kluchorica* — upper reaches of the Kluchor; *S. kazbegica* — Northern Georgia, Kazbeg district, Suatisi gap and Northern Ossetia, North Ossetian Reserve; *S. armenica* — Minor Caucasus, North-Eastern Armenia.

Results and discussion

Based on detailed taxonomical analyses of birch mice from the territory of the Former Soviet Union (Sokolov et al. 1981, 1982, 1986a, b, 1987, 1989; Baskevich 1988; Sokolov & Baskevich 1988, 1992), we conclude that morphologically similar birch mice previously recognized as polytypic species (*S. betulina*, *S. subtilis*) or regarded as taxonomically complicated unit (*S. caucasica*) form three species complexes containing two to four species each:

1) *S. betulina* (Pallas, 1778), *S. strandi* (Formozov, 1931);
2) *S. subtilis* (Pallas, 1773), *S. severtzovi* (Ognev, 1935);
3) *S. caucasica* Vinogradov, 1925, *S. kluchorica* Sokolov, Baskevich & Kovalskaja, 1981, *S. kazbegica* Sokolov, Baskevich & Kovalskaja, 1986, *S. armenica* Sokolov & Baskevich, 1988.

It has been shown by Sokolov et al. (1981, 1982, 1986a, b, 1987, 1989), Baskevich (1988), and Sokolov & Baskevich (1988, 1992) that the forms of each complex are very similar in their external characters such as pelage colour pattern or male reproductive tract morphology. For example, all specimens of the first species group have been considered earlier as part of the polytypic species *S. betulina* (Vinogradov 1937; Ognev 1948, and others). (The form "*pseudonapaea*", whose species rank has been suggested earlier, was excluded from consideration due to the presence of reliable morphological peculiarities; see Strautman 1949, and Sokolov et al. 1982).

S. betulina and *S. strandi* are characterized by the presence of a longitudinal black stripe along the back from the head to the base of the tail and features of the glans penis; the main diagnostic characters are two great horn thorns jutting out of the glottis and a special type of comb formed of small horn thorns covering the terminal part of the glans penis ventrally (Vinogradov 1925, 1937; Ognev 1948; Sokolov et al. 1989).

The species of the morphologically similar complex *S. subtilis* and *S. severtzovi* are also characterized by a common colouration (presence of an intensive central black band along the back from the head to the base of the tail and two lateral, less conspicuous dark bands) and by a similar structure of the outer genitals (glans penis with a large number of small horn thorns covering the surface of the organ and one great horn thorn jutting out of the glottis; see Vinogradov 1925, 1937; Ognev 1948; Sokolov et al. 1986a). Moreover, the bacula and sperm heads of *S. subtilis* and *S. severtzovi* are similar in shape and size (Sokolov et al. 1986a; see also table 2).

The monochromatic birch mice of the Caucasus, *S. caucasica*, *S. kluchorica*, *S. kazbegica* and *S. armenica* also share colouration (no longitudinal black stripe) and the similar structure of the external genitalia (glans penis without great horn thorns jutting out of the glottis, small horn thorns covering the surface of the glans penis only: Vinogradov 1925; Sokolov et al. 1981, 1986b; Sokolov & Baskevich 1988).

Within the groups mentioned, chromosomes are the main characters by which the species can be diagnosed, but other character sets (such as craniodental and molecular data) have not been carefully studied. However, in a few instances details of the fur colouration may allow to distinguish between representatives of *S. severtzovi* and *S. subtilis* (Sokolov et al. 1986a), and between *S. caucasica* and *S. kluchorica* (Sokolov et al. 1981).

Karyotype studies may often furnish an answer to the question whether a reproductive isolation between the taxa under study may exist or not, which is particularly important when comparing allopatric populations or forms for which hybridization experiments are impossible (Orlov 1974). In this respect the comparative cytogenetics of birch mice has greatly contributed to the systematics of the genus (Sokolov et al. 1981, 1982, 1986a, b, 1987, 1989; Baskevich 1988; Sokolov & Baskevich 1988, 1992).

The chromosomal data from morphologically similar species of birch mice are summarized in table 1.

Specimens of northern birch mice belonging to the 32 chromosome form have been recorded from 17 localities covering a wide range from dense forests of eastern Poland and the Carpathians to western Transbajkalia (Walknowska 1969; Vorontsov & Malygina 1973; Sokolov et al. 1989). Birch mice with 44 chromosomes are known from the Central Chernozem Reserve (Kursk district) (Sokolov et al. 1989), the Cis-Caucasus (Stavropol region) (own data) and from four localities of the northern slopes of the Great Caucasus (Sokolov et al. 1989 and own data). According to chromosome studies the taxa *betulina*, *taigica* and *montana* belong to the 32 chromosome form and *strandi* to the 44 chromosome form (Sokolov et al. 1989).

Where the boundary between the two chromosomal forms runs needs further study. We suggest that a contact zone or area of limited sympatry exists in the region of the right bank of the river Dnepr (Sokolov et al. 1989).

The degree of chromosomal difference between the 32 and 44 chromosome forms (almost all chromosomes of the 32 chromosome form are biarmed, those of the 44 chromosome form mostly acrocentric) allows us to consider them as independent species: *S. betulina* (Pallas, 1778) ($2n = 32$) and *S. strandi* (Formozov), 1931 ($2n = 44$) (Sokolov et al. 1989). They differ from each other also by the patterns of heterochromatin localization (fig. 1a, b) and by the sperm head measurements (table

Table 1: Karyotypes of morphologically similar species of birch mice. 2n = diploid number of chromosomes; NF = fundamental number; M = meta-, SM = submeta-, ST = subtelo-, A = acrocentrics.

Species complexes	Species	2n	NF	Autosomal set (pairs of autosomes)	Heterochromosomes	
					X	Y
I	*S. betulina*	32	64, 63	11 (M + SM) + 4 ST	SM	A
	S. strandi	44	52	1 M + 3 SM + 17 A	A	A
II	*S. severtzovi*	18	28	4 (M + SM) + large SM + 4 A	A	A
		19	29			
		20	30	4 (M + SM) + middle SM + 4 A	A	A
	S. subtilis nordmanni	26	48	11 (M + SM) + 1 A	A	A
	S. s. subtilis	24	41—44		A	A
	S. s. vaga	24	41—42	8 (M + SM) + 3 pairs of autosomes with variable morphology	A	A
	S. s. sibirica	24	44—45		A	A
III	*S. caucasica*	32	48	4 M + 4 SM + 7 A	A	A
	S. kluchorica	24	44	8 M + 2 SM + 1 A	A	A
	S. kazbegica	42	52	3 SM + 1 ST + 1 SM + 15 A	A	A
		40	50	3 SM + 1 ST + 1 M + 14 A	A	A
	S. armenica	36	52	4 M + 2 SM + 2 ST + 9 A	A	SM

Table 2: Sperm head measurements (in μm) in morphologically similar species of birch mice.

Species complex	Species	Length (L)		Width (D)		L/D
		x±s	var.	x±s	var	
I	*S. betulina*	4.1±0.03	3.8—4,3	2.6±0.03	2.4—2,9	1.6
	S. strandi	6.2±0.07	5.0—7,1	4.0±0.10	3.2—4.8	1.5
II	*S. severtzovi*	5.8±0.09	5.0—6.5	3.1±0.06	2.8—3.8	1.9
	S. subtilis nordmanni	5.5±0.08	4.8—6.1	3.1±0.05	2.8—3.6	1.8
III	*S. caucasica*	4.9±0.05	4.4—5.3	3.7±0.04	3.4—4.0	1.3
	S. kluchorica	4.5±0.04	4.5—5.0	3.7±0.05	3.3—4.2	1.2
	S. kazbegica (2n = 42)	6.5±0.09	5.8—7.3	4.0±0.06	3.5—4.4	1.6
	(2n = 40)	6.4±0.08	5.7—7.0	4.0±0.06	3.6—4.6	1.6
	S. armenica	5.4±0.05	5.1—5.7	3.9±0.06	3.5—4.5	1.4

2). The latter two characters are proposed as additional diagnostic criteria for the identification of the two species.

A comparision of the karyotypes of different subspecies of southern birch mice has revealed strong chromosomal differences between the form "*severtzovi*" and other subspecies (Sokolov et al. 1986a, table 1). These differences include a different chromosome number and also a different morphology of the chromosomes. On this basis it was suggested that southern birch mice from the Kursk district represent a separate species, *S. severtzovi* (Ognev, 1935) (Sokolov et al. 1986a). Its distributional range was described by Ognev (1948). The species occurs from the Central Chernozem region to the north up to approximately 53—54 degrees north. The southern boundary where *S. severtzovi* comes into contact with *S. subtilis nordmanni* needs further study.

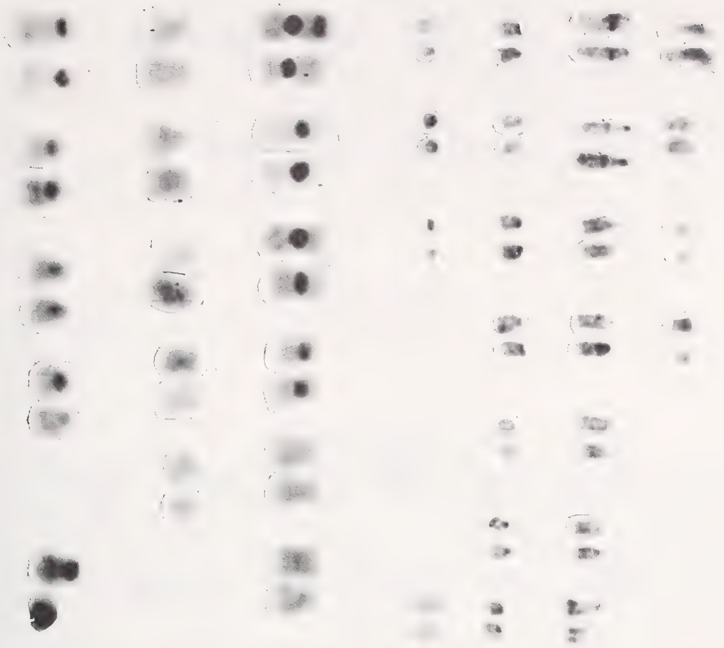


Fig. 1: C-banding. Karyotypes of a) *S. strandi*, female from Stavropol region, Sergievka area (2n = 44, NF = 52); b) *S. betulina*, male from Eastern Carpathians, Goverla mountain area (2n = 32, NF = 64).

At present, karyotype morphology is one of the main diagnostic characters for *S. severtzovi* and its similar congener *S. subtilis*. The karyotypes of both species also differ by the NOR localization (fig. 2a, b). In the chromosome set of *S. s. nordmanni* the NOR is located at the terminal parts of the short arms of the ninth (submetacentric) pair of autosomes, while in *S. severtzovi* these structures are in the secondary constrictions of the largest pair of acrocentrics.

Another complex of morphologically similar species of birch mice is represented by monochromatic (unstriped) mice of the Caucasus. They also differ from each other in chromosomal morphology. Five chromosome forms (table 1) are assigned to four species: 32 chromosomes (*S. caucasica*), 24 chromosomes (*S. kluchorica*), 42 or 40 chromosomes (*S. kazbegica*) and 36 chromosomes (*S. armenica*) (Sokolov et al. 1981, 1986b, Sokolov & Baskevich 1988, 1992).

The forms of *S. kazbegica* with 40 and 42 chromosomes are most closely related: the chromosome sets differ only by a single rearrangement, a tandem translocation. The two forms are also close in their distribution and faunal history (Sokolov & Baskevich 1992) and are therefore considered as populations of *S. kazbegica*. The remaining forms are characterized by a large number of chromosome rearrangements and are therefore regarded as separate species, because fertile crosses among forms with such significant chromosome discrepancies are not possible. There are also dif-

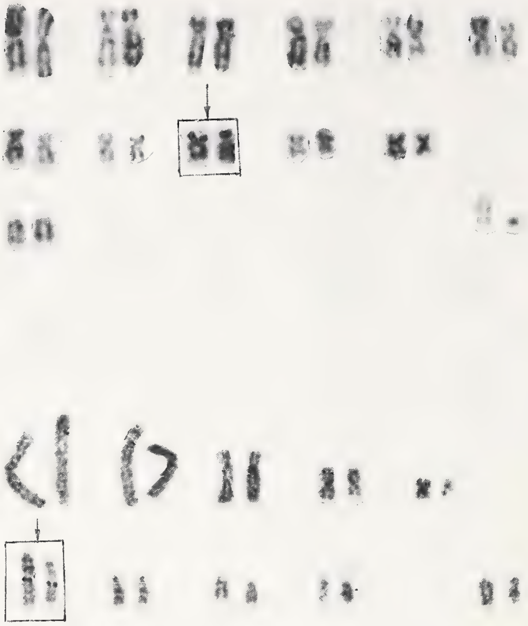


Fig. 2: NOR-banding. Karyotypes of a) *S. subtilis nordmanni*, male from Donets district, Chomutovski steppe (2n = 26, NF = 48); b) *S. severtzovi*, female from Kursk region, Central Chernozem Reserve (2n = 20, NF = 30).

ferences in the size of the sperm heads between most species of unstriped birch mice (table 2), in addition to differences in the shape of the baculum of *S. caucasica* and *S. kluchorica*, and some other morphological features (Sokolov et al. 1981, 1986b; Sokolov & Baskevich 1988, 1992). However, it should be stressed that the main diagnostic characters in this complex of morphologically similar species are chromosomal number and morphology.

On the basis of the above mentioned diagnostic characters the distribution of birch mice species of the Caucasus is as follows (Sokolov et al. 1987b, Sokolov & Baskevich 1992, and recent data). *S. caucasica* occurs in the west, *S. kluchorica* in the west to the western central part, *S. kazbegica* in the central Great Caucasus, and *S. armenica* in the Minor Caucasus. In general, the unstriped birch mice of the Caucasus are allopatric.

In our earlier publications we called morphologically similar species of birch mice sibling species (Sokolov et al. 1981, 1986a, b, 1989; Sokolov & Baskevich 1988). Sibling species are morphologically similar or identical species which separate as a result of isolating mechanisms of evolution (Mayr 1963). And it is correct in our case. Mayr (1963) postulated sympatry of sibling species. Only two species pairs in the group under study probably have overlapping ranges and thus can be classified as sibling species in the strict sense. The unstriped birch mice of the Caucasus, therefore, are considered as sibling species in a wider sense of this concept.

Based on present knowledge, the morphologically similar species of birch mice represent about 66 % of all *Sicista* species occurring within the territory of the Former Soviet Union. At present their main diagnostic characters are clear chromosomal differences. However, future studies of the morphology of birch mice based on multivariate studies of craniodental morphology, and multivariate analyses of the external genital morphology discussed above may provide a better view of both chromosomal and morphological evolution in this genus.

Acknowledgements

This study was supported by the Russian Fund of Fundamental Investigations: N 94-O4-12842.

Zusammenfassung

Es wird eine Übersicht der morphologisch ähnlichen Birkenmausarten (Gattung *Sicista*) gegeben, die im Gebiet der früheren Sowjetunion vorkommen. Dabei wird ein enges Artkonzept zugrundegelegt, welches vor allem auf den Ergebnissen intensiver Chromosomenstudien fußt. Drei Artengruppen mit insgesamt acht Arten werden behandelt. Einige neue diagnostische Merkmale werden vorgestellt; diese betreffen die Lage der NOR-Regionen auf den Chromosomen sowie die Verteilung von Heterochromatin und die Größe und Form der Spermienköpfchen.

References

Baskevich, M. I. (1988): The results and perspectives of the complex approach's employment to the study of the birch mice's (*Sicista*, Dipodoidea, Rodentia) systematics. — The Actual Problems of the Morphology and Ecology of the Highest Vertebrates. M., part 1: Nauka. P. 272—287.

Bobrinski, N. A., B. A. Kuznetsov & A. P. Kuzjakin (1965): The genus *Sicista* Gray, 1827. — Mammals of the USSR, 287—289. Moscow, Nauka.

Ellerman, J. R. & T. S. C. Morrison-Scott (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals from 1758 to 1946. — London.

Gromov, I. M., A. A. Gureev, G. A. Novikov, I. I. Sokolov, P. P. Strelkov & K. K. Chapski (1963): Mammals of the fauna of the USSR. — Academy of Sciences Press 1: 639 pp.

Holden, M. E. (1993): Family Dipodidae. — Pp. 487—499, in Wilson, D. E. & D. M. Reeder (eds.): Mammal species of the World, a taxonomic and geographic reference. Smithsonian Inst. Press, Washington & London.

Kuzjakin, A. P. (1963): On the systematics of rodents in the fauna of the USSR. — Trudy MOIP, 10, Biology, biogeography and systematics of mammals of the USSR: 105—114.

Mayr, E. (1963): Animal Species and Evolution. — Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Ognev, S. I. (1948): Animals of the USSR and adjacent countries. — Moscow, Academy of Sciences Press. Vol. 6, 559 pp.

Orlov, V. N. (1974): Karyosystematics of mammals. — Moscow, Nauka. 207 pp.

Sokolov, V. E., M. I. Baskevich & Yu. M. Kovalskaya (1981): Revision of birch mice of the Caucasus: sibling species *Sicista caucasica* Vinogradov, 1925 and *S. kluchorica* sp. n. (Rodentia, Dipodidae). — Zool. Zhurn. 60: 1386—1393.

Sokolov, V. E., Yu. M. Kovalskaya & M. I. Baskevich (1982): Taxonomy and comparative cytogenetics of some species of the genus *Sicista* (Rodentia, Dipodidae). — Zool. Zhurn. 61: 102—108.

Sokolov, V. E., M. I. Baskevich & Yu. M. Kovalskaya (1986a): *Sicista kazbegica* sp.n. (Rodentia, Dipodidae) from the basin of the Terec river upper reaches. — Zool. Zhurn. 65: 949—952.

Sokolov, V. E., M. I. Baskevich & Yu. M. Kovalskaya (1986b): The karyotype variability in the southern birth mouse (*Sicista subtilis* Pallas) and substantion of the species validity for *S. severtzovi* Ognev. — Zool. Zhurn. 65: 1684—1692.

Sokolov, V. E., Yu. M. Kovalskaja & M. I. Baskevich (1987a): Review of karyological research and the problems of systematics in the genus *Sicista* (Zapodidae, Rodentia, Mammalia). — Folia zoologica 36: 35—44.

Sokolov, V. E., M. I. Baskevich, I. V. Lukyanova, M. A. Tarasov, N. N. Kuriatnikov & V. G. Topilina (1987b): Distribution of birch mice (Rodentia, Zapodidae) of the Caucasus. — Zool. Zhurn. 66: 1730—1735.

Sokolov, V. E. & M. I. Baskevich (1988): A new species of birch mouse — *Sicista armenica* sp. n. (Rodentia, Dipodoidea) from Lesser Caucasus. — Zool. Zhurn. 67: 300—304.

Sokolov, V. E., Yu. M. Kovalskaja & M. I. Baskevich (1989): On species status of northern birch mice *Sicista strandi* (Rodentia, Dipodoidea). — Zool. Zhurn. 68: 95—106.

Sokolov, V. E. & M. I. Baskevich (1992): A new chromosomal form of unstriped birch mice of the Caucasus from North Ossetia (Rodentia, Dipodoidea. Sicista). — Zool. Zhurn. 71: 94—103.

Strautman, E. I. (1949): New species of birch mice in Kazakhstan. — Vestnik AN KazSSR 5: 109—110.

Vinogradov, B. S. (1925): On the structure of the external genitalia in Dipodidae and Zapodidae (Rodentia) as classificatory character. — Proc. zool. Soc. London 2: 584.

Vinogradov, B. S. (1937): Jerboas. — Pp. 63—79, in Fauna of the USSR, Mammals. Nauka, Moscow, Leningrad, vol. 3 (4).

Vorontsov, N. N. & N. A. Malygina (1973): Karyological studies in jerboas and birch mice (Dipodidae, Rodentia, Mammalia). — Caryologia 26: 193—212.

Vorontsov, N. N. (1980): Synthetic theory of evolution: its sources, basic postulates and unsolved problems. — Zhurn. Vsesoyusnogo Khimch. Ob-va im. Mendeleeva. English edition by Allerton Press. Inc. 25, 3: 29—60.

Walknowska, J. (1960): Les chromosomes chez *Sicista betulina* Pall. — Folia Biol. 8: 65—70.

Dr. Marina Baskevich, Institute of Evolutionary Animal Morphology and Ecology, Leninsky prospect 33, Moscow, Russia.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 141—142	Bonn, Juni 1996

Zweiter Nachweis einer Birkenmaus (*Sicista betulina*) in Schleswig-Holstein

P. Borkenhagen

Abstract. A birch mouse (*Sicista betulina*) was identified in fresh owl pellets from Schleswig-Holstein, representing the first and only record of the species for Germany since 1950.

Key words. Zapodidae, *Sicista*, Germany, distribution.

Am 2. Juli 1936 fing Hans Möller im Tolker Moor, nordöstlich von Schleswig gelegen, eine Birkenmaus, die anschließend in den Besitz von Erna Mohr gelangte (Mohr 1951). Dieses Exemplar war der erste Nachweis der Art in Schleswig-Holstein. Balg und Schädel befinden sich im Zoologischen Museum Hamburg. Alle Bemühungen, weitere Nachweise zu erbringen, waren ergebnislos. So galt die Art als ausgestorben oder zumindest verschollen (Borkenhagen 1993, Witt 1990, 1991).

Am 8. 6. 95 sammelte Peter Samuelsen 32 Gewölle von Schleiereulen (*Tyto alba*), die einen Eulenkasten eines Bauernhofes bei Tolk bewohnten. Das Gehöft liegt in einer Ackerbaulandschaft, die durch ein relativ dichtes Netz von Wallhecken („Knicks") gegliedert ist. Angebaut werden Winterweizen, Wintergerste und Winterraps, ferner Roggen und Zuckerrüben. Die Entfernung zum Tolker Moor beträgt 1—1,5 km. Über den Landesverband Eulenschutz Schleswig-Holstein erhielt ich die Gewölle zur Bearbeitung. Neben einer breiten Palette weiterer Kleinsäuger waren auch die Überreste eines Birkenmausschädels enthalten: die beiden Maxillaria mit allen Zähnen und die linke Mandibel mit dem M_2 (Abb. 1). Außer der *Sicista betulina* wurden 166 weitere Beutetiere gefunden: 11 *Sorex minutus*, 76 *Sorex araneus*, 3 *Micromys minutus*, 4 *Apodemus sylvaticus*, 6 *Apodemus* sp., 5 *Mus musculus*, 5 *Clethrionomys glareolus*, 2 *Arvicola terrestris*, 41 *Microtus arvalis*, 12 *Microtus agrestis* und 1 *Microtus* sp.

Bei der Durchsicht der Gewölle fiel sofort der Oberkieferteil auf, weil die beiden Maxillaria noch miteinander verbunden waren (Abb. 1). Der ähnlich große und zarte Schädel der Zwergmaus (*Micromys minutus*) zerfällt meist in der medianen Naht. Die Lupenbetrachtung zeigte dann auch den P^4.

Der Unterkiefer unterscheidet sich von dem der Zwergmaus durch den breiteren Processus angularis und von allen anderen Muriden durch das Vorhandensein eines Foramen, welches hinter der Alveole des M_3 gelegen ist (Abb. 1). Die Vermessung mittels Meßokular ergab folgende Werte (Länge x Breite): P^4: 0.43 x 0.60 mm, M^1: 0.85 x 0.90 mm, M^2: 0.90 x 0.88 mm, M^3: 0.53 x 0.63 mm, oZr: 2.75 mm; M_2: 1.00 x 0.80 mm, Mand: 9.80 mm. Die Werte liegen fast alle geringfügig unter denen, die Pucek (1982) für Tiere aus dem Nationalpark von Bialowieza angibt.

Der vorliegende Nachweis der Birkenmaus ist der zweite Fund der Art für Schleswig-Holstein und zugleich der einzige sichere Nachweis der Art für die Bundesrepu-

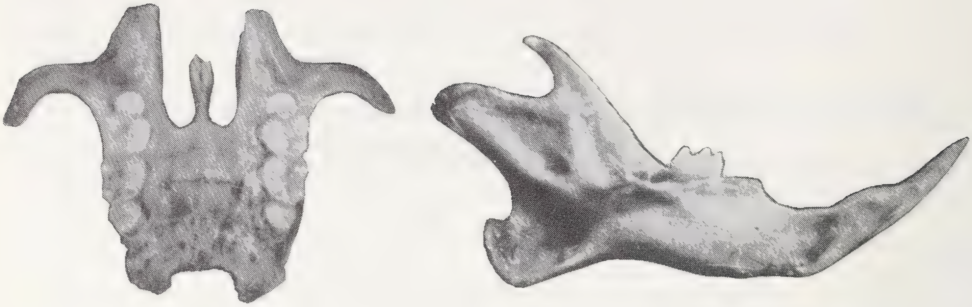


Abb. 1: Oberkieferrest und Mandibel von *Sicista betulina* (ZFMK 95.503) aus Schleswig-Holstein. Länge der oberen Zahnreihe 2.75 mm, Länge der Mandibel 9.80 mm.

blik Deutschland seit 1950 (Kahmann & Wachtendorf 1951). Das Belegstück wird im Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, aufbewahrt (ZFMK 95.503).

Mein Dank gilt den Herren Peter Finke und Dirk-Peter Meckel vom Landesverband Eulenschutz, die die Sammlung von Gewöllmaterial organisierten, sowie den beteiligten Eulenschützern.

Literatur

Borkenhagen, P. (1993): Atlas der Säugetiere Schleswig-Holsteins. — Landesamt f. Naturschutz und Landschaftspflege. Kiel.

Kahmann, H. & W. Wachtendorf (1951): Das Vorkommen der Birkenmaus (*Sicista betulina*) im Bayrisch-Böhmischen Wald. — Zool. Jb. Syst. 80: 123—131.

Mohr, E. (1951): Die Birkenmaus. — Die Heimat 58 (5/6): 196/212.

Pucek, Z. (1982): *Sicista betulina* (Pallas, 1778) — Waldbirkenmaus. — p. 516—538 in Niethammer, J. & F. Krapp (Eds.), Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. 2/I Nagetiere II. Aula, Wiesbaden.

Witt, H. (1990): Rote Liste der in Schleswig-Holstein gefährdeten Säugetierarten. — Landesamt f. Naturschutz und Landschaftspflege. Kiel.

Witt, H. (1991): Zur Kenntnis der Säugetierfauna der Westküste sowie der Halligen und Inseln Schleswig-Holsteins (Teil I). — Schr. Naturwiss. Ver. Schlesw.-Holst. 61: 81—124.

Dr. Peter Borkenhagen, Schrevendorf 42, 24253 Probsteierhagen.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1–4	S. 143–190	Bonn, Juni 1996

Taxonomy and distributional records of Oriental and European *Apodemus*, with a review of the *Apodemus-Sylvaemus* problem

G. G. Musser, E. M. Brothers, M. D. Carleton & R. Hutterer

Abstract. Specimens of Oriental *Apodemus agrarius, A. chevrieri, A. latronum, A. draco, A. semotus, A. gurkha, A. peninsulae, A. speciosus*, and *A. argenteus* that are stored in four natural history museums are documented. Relevant taxonomic and distributional discussion is provided for each species account. Also recorded are series of *A. alpicola* housed in the American Museum of Natural History and the Field Museum of Natural History. Some of the biochemical and morphological data is evaluated that has been used to support elevating subgenus *Sylvaemus* to generic rank. We conclude that the species within the genus *Apodemus* can be separated into three groups rather than two: ***Apodemus* Group** (*A. agrarius, A. chevrieri, A. speciosus, A. peninsulae, A. latronum, A. draco, A. semotus, A. gurkha*); ***Sylvaemus* Group** (*A. sylvaticus, A. flavicollis, A. uralensis, A. mystacinus, A. fulvipectus, A. hermonensis, A. alpicola, A. arianus, A. hyranicus, A. ponticus, A. rusiges, A. wardi*); and ***Argenteus* Group** (*A. argenteus*). We further admonish that careful systematic revision of all the species, using biochemical and morphological data in which polarities are determined, is required to test the alternate hypotheses of whether *Apodemus* is monophyletic or polyphyletic.

Key words. Mammalia, Rodentia, Muridae, *Apodemus, Sylvaemus*, systematics, eastern Asia.

Introduction

In 1972, Martens & Niethammer reported on samples of two species of *Apodemus* they had collected in Nepal. One they identified as *A. sylvaticus wardi*, a form having phylogenetic affinities with species of the subgenus *Sylvaemus* that are found from central Asia to Europe, and in North Africa. *Apodemus gurkha*, the other species recognized, is allied to a group centered in eastern Asia, defined by Zimmermann (1962) as the subgenus *Alsomys*. A map of collecting localities and the few places of sympatry, careful morphological comparisons between samples of the two kinds, records of the material studied, and a discussion of the Oriental species of *Apodemus* and *A. gurkha*'s relationship to them constituted the core of their paper. Martens' and Niethammer's contribution was the first to carefully document the morphological and geographic delimitation of an eastern Asian species of *Apodemus* in a comparative context and to indicate the samples upon which their results were based. It remains the exception.

This fine publication was followed by Gemmeke & Niethammer's (1982), study of karyotypes of the two Nepalese species, along with results of electrophoretic analyses of proteins from samples of Nepalese *A. sylvaticus* and European *Apodemus*. One of their conclusions, that the samples of "*sylvaticus*" from Nepal probably represented a different species than the European *A. sylvaticus*, but one related to it, provided new and significant insights into the phylogenetic relationships of Asian *Sylvaemus*.

Unfortunately, no general systematic revision of other Oriental species of *Apodemus* is available. Ellerman (1949, 1961), whose checklists relied upon collections in the British Museum, obscured the pattern of species-diversity in eastern Asia by trying to force most Asian species into subspecies of the European *A. sylvaticus* and *A. flavicollis*. Zimmermann (1962) refuted this view and correctly pointed out that none of the Oriental samples were part of the European species, but his study was not revisionary. The taxonomic reviews of *Apodemus* by Corbet (1978) and Corbet & Hill (1992), and the checklist by Musser & Carleton (1993), relied on museum collections, but the accounts are synoptic and undocumented by data analyses or specimens.

The American Museum of Natural History, Field Museum of Natural History, and National Museum of Natural History house large samples of *Apodemus* collected from eastern Asia, mostly China and Korea. Except for the Korean series at the National Museum reported by Jones & Johnson (1965), and a small portion of the Chinese material at the American Museum discussed by Allen (1940), the bulk of the collections were never recorded in the literature or even identified in the museums beyond "*Apodemus*," in spite of their accessibility to researchers since the 1930s, the era in which most Chinese specimens were obtained. The collections constitute a significant source of data for use in any systematic revision of *Apodemus*, particularly the eastern Asian species. Because catalogued specimens in institutional collections are a primary source of data for systematic studies that focus on delimiting boundaries of species and reconstructing evolutionary relationships, we use this opportunity to record our identifications (documented by collecting locality and museum catalog number) of the material in the three museums, as well as the Museum Alexander Koenig.

Our identifications involved several steps and actually began more than ten years ago when Musser curated, at a coarse level, the collection at the American Museum. For this report we first sorted the specimens into what we could discern as different morphological entities. We checked our results against Corbet's (1978: 133) excellent key as a starting point in identifying the correct scientific name to use for each group, and tested our conclusions against the comparative information provided by Corbet & Hill (1992) for Oriental *Apodemus*. The literature containing original descriptions of taxa was also consulted, and some holotypes were examined.

Our report consists of three parts. Identifications of Oriental samples form the first segment. The second is a record of specimens identified as *Apodemus alpicola* that are stored in United States museums and the Museum Alexander Koenig; we explain our reasons for this action in that account. Finally, we evaluate the evidence and review the merit of raising the subgenus *Sylvaemus* to generic rank, a usage already employed by some researchers. During the last few years, published results documenting genetic variation in *Apodemus* have revitalized an earlier assertion based on morphology that suggested *Apodemus* really consists of two monophyletic groups, or distinct genera, with separate evolutionary histories. Our results counter this interpretation. We can recognize three primary groups of species, not just two, and recommend that all three be retained in the one genus *Apodemus* pending systematic revision of the entire complex within a framework of phylogenetic analyses.

We dedicate our contribution on *Apodemus* to Jochen Niethammer. His careful and thoughtful systematic studies have significantly enhanced our understanding of species-diversity within *Apodemus* and Asian mammals in general. His research efforts will be missed.

Museums, methods, maps, and gazetteers

Specimens: We identified and record here 4296 specimens of Oriental *Apodemus* and 90 European *Apodemus*. Several hundred additional examples of European species were used for character-state surveys but not recorded. All these specimens are stored in the American Museum of Natural History, New York City (AMNH); the Field Museum of Natural History, Chicago (FMNH); the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D. C. (USNM); and the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK). We also examined a small sample, including holotypes, from the British Museum (Natural History), London (BMNH). The majority of the specimens had been prepared as conventional study skins with accompanying skulls, some were in the form of a skin only or skull only, and a few were preserved in fluid.

Measurements and Cusp and Root Surveys: Only measurements (recorded in millimeters) of three dimensions were used in analyses: length of head and body (derived by subtracting length of tail from total length [taken from skin tags]), length of tail (taken from skin tags), and crown length of maxillary molar row (CLM1-3; measured from the face of the first molar, excluding the anterior root, to the enamel back of the third molar) using dial callipers beneath a dissecting microscope. Molar occlusal patterns and lingual roots beneath first upper molars were also surveyed using a microscope.

We relied upon CLM1-3 as an index of body size to help discriminate between samples of *Apodemus agrarius* and *A. chevrieri*, and between series of *A. latronum* and *A. draco*. Shape and proportional contrasts may also exist between samples of these two sets of species but we could not quantitatively test any differences by univariate or multivariate analyses because the largest collections of all four are in the American Museum and the skulls are fragmentary (the result of improper preparation that was usual at the time the samples were received at the museum) and intractable for obtaining complete sets of measurements.

Maps and Gazetteers: We do not provide distribution maps here, but we did attempt to locate collecting places on maps and determine coordinates. Most of the specimens are from China and we relied on The Times Atlas of China (Geelan & Twitchett 1974), Atlas of the People's Republic of China (Sun 1989), two maps published by the National Geographic Society (1945, 1991), and a War Office map (1926). Maps published in expeditionary accounts were also consulted (Andrews 1932, for example). Unless indicated otherwise in the lists of localities and specimens, coordinates were taken from the United States Board on Geographic Names (abbreviated in the text as USBGN) for China (1990). A few were found in a computer generated gazetteer of Chinese collecting localities based upon specimens in the Field Museum of Natural History that was compiled by Julian Kerbis Peterhans and others. The printout was sent to us in late March, 1995; we reference it in the text as "Kerbis Peterhans 1995." We also consulted gazetteers in faunal accounts (Traylor 1967, for example), and estimated some coordinates directly from maps.

Collecting sites in other countries were identified on National Geographic Society maps (1960, 1991) and maps included as parts of published faunal surveys (Anthony 1941, for example). Coordinates were found in USBGN gazetteers for Japan (1955), North Korea (1963), South Korea (1965), and Burma (1966), and the Korean gazetteer in Jones & Johnson (1965).

The Times Atlas of the World, 9th Edition (Geelan & Lewis 1992) and archival material stored in the Department of Mammalogy at the American Museum of Natural History were important sources we frequently consulted.

In the lists of Localities and Specimens Examined, we first indicate the locality name that is currently used, and place the older usage — usually the name written on the skin tag — in parentheses. Most of our spellings for names of Chinese places conform to the Pinyin system: "Pinyin spellings are the official roman spellings used by the People's Republic of China" (USBGN for China 1990: x).

Oriental *Apodemus*

Pertinent discussion covering taxonomy and geographic distributions, as well as lists of localities and specimens examined (each referenced by museum acronym and catalog number) that were collected at those places, are provided for the nine Far East species we have identified: *A. agrarius*, *A. chevrieri*, *A. latronum*, *A. draco*, *A. semotus*, *A. peninsulae*, *A. gurkha*, *A. speciosus*, and *A. argenteus*.

Apodemus agrarius

Remarks: The type species of the genus (Musser & Carleton 1993:569), *A. agrarius*, is easily recognized by its chunky body, brown dorsum broken by a narrow blackish or brown middorsal stripe, short tail relative to length of head and body, elongate skull with prominent supraorbital ridges and wide zygomatic plate (fig. 3), first upper molars anchored by four roots, second upper molars usually without cusp t3, and third molars reduced in size relative to others in the toothrow (fig. 4B-D). The species has been the subject of many reports focusing on geographic variation and its significance, age and sex variation, chromosomal and biochemical characteristics, and ecology. Pertinent to the Oriental populations are the taxonomic, chromosomal and morphometric studies of Korean samples by Jones & Johnson (1965), Kang & Koh (1976), Koh (1982, 1983, 1988, 1991), and reports on Chinese populations by Wang (1985), Zhao & Lu (1986), Liu et al. (1991), and Wang et al. (1993). Studies of the species in other parts of its geographic range are referenced by Musser & Carleton (1993).

The diagnostic middorsal stripe, so distinctive on mice in most samples, does vary in intensity of expression. Corbet and Hill (1992) mentioned that samples of *A. agrarius* from the southern portions of China had faint stripes while those from the north had the characteristic prominent stripe. Our specimens mirror those observations. The stripe is barely evident on our few specimens from Fujian Province. In 21 specimens from Hubin College, Hunan Province, the range of variation in pattern extends from blackish brown stripes, through brown to a pattern in which the upperparts are uniformly brownish buff broken only by a faint darkening along the middorsal region.

Localities and specimens examined:
CHINA:

Heilongjiang (=North Manchuria) **Province: Yimianpo** (=Imienpo) **district, near Kazanseve Station of China Eastern Railway**, AMNH 80951; **Yimianpo** (=Imienpo, 45°03'N/128°04'E), USNM 199656–199661; **near Yimianpo**, USNM 201272–201277, 201279; **Songhua Jiang** (=Sungari River), FMNH 43417–43420; **N bank Songhua Jiang, 120 mi NE Yilan** (=San-si[ng], 46°19'N/129°34'E), USNM 201267–201271, 201278; **Xiaoling** (=Hsiaoling, 45°22'N/127°17'E), FMNH 45038.

Jilin Province: 20 mi SSE Chaoyang (=Chao-yang-chen, 42°40'N/126°00'E), USNM 197795; **35 mi SSE Chaoyang**, USNM 197796; **Songhua Jiang, 60 mi SW Jilin** (43°53'N/126°35'E), USNM 197798–197803, 197805–197810, 197812, 197815, 197816, 197818; **180 mi up Yalu River**, USNM 199654.

Nei Mongol Autonomous Region: Da Hinggan Ling (Greater Khingan Mountains), **Yalu** (48°33’N/122°07’E), FMNH 44760; **Da Hinggan Ling, Yalu Station** (48°06’N/122°15’E; Kerbis Peterhans, 1995), FMNH 49911, 49912.

Hebei (=Chilhi) **Province: Eastern Tombs** (=Tung Ling, 40°12’N/117°35’E), **80 mi NE Beijing** (=Peking), AMNH 56214, 56215, 56217 (Pope, 1932: 470—471, indicated that “Eastern Tombs” is more distant from Beijing but in the same general direction as “Hsinglungshan”, which is northeast of Peking as indicated on the map at the back of Andrews (1932) report on the American Museum Central Asiatic expeditions.); **Wuling Shan** (40°47’N/117°30’E), **75 mi N Beijing**, USNM 219238, 219239, 219241; **Hsinlung-hsien** (=Xinglong Xian, 40°28’N/117°28’E), **65 mi NE Beijing**, USNM 219240, 219242.

Shandong Province: Changquing (=Chang Quing, 36°34’N/116°43’E), FMNH 128592, 128597; **Mingshui** (=Ming Shui, 36°43’N/117°30’E), FMNH 128594, 128595, 128598—128601; **Chang Gin**, FMNH 128602, 128603; **Tao Shan** (this might be the same as T’ai Shan, 36°30’N/117°20’E), FMNH 128604; **“Shandong”** (no other information), FMNH 128593, 128596.

Jiangsu Province: Chang Jiang Valley, Zhenjiang (=Chinkiang, 32°13’N/119°26’E), USNM 218170, 219270; **near Nanjing** (=Nanking, 32°03’N/118°47’E), FMNH 28950, USNM 219266—219269, 219271. **Tianjin Municipality: near Tianjin** (=Tientsin, 39°08’N/117°12’E), USNM 219236, 219237.

Shaanxi (=Shonsi) **Province: Qin Ling Shandi** (=Tsing Ling Mountains), **base of Taibai Shan** (=Tai Pai Shan, 33°57’N/107°45’E), 4600 ft, AMNH 56218, 56220—56232, 56235—56237, 56239, 56242—56253, 56255—56261, 56263, 56264, 56267, 56268, 56270—56281, 56284—56297, 59777, FMNH 32778, 32780, 32782—32784, 32786—32789; **45 mi S Fengxiang** (=Fengsiangfu, 34°32’N/107°23’E), 3600 ft, AMNH 32283—32290, FMNH 18929, 18930; **Yan’an Shi** (=Yenan-fu[/]shih, 36°36’N/109°28’E), USNM 155065, 155066; Liucun (=Liu-tsuen=Liu-ts’un, 34°31’N/108°44’E), **15 mi S Xi’an** (=Sianfu, 34°16’N/108°54’E), USNM 155115—155118.

Gansu (=Kansu) **Province: Jiuquan** (=Tsu Chow, previously Suzhou or Suchow, 39°46’N/98°34’E), AMNH 84260, 84307; **Archuen**, AMNH 84248—84250, 84252—84256; **Maqu Xian** (=Ma Chu, 34°05’N/101°45’E), AMNH 84259 (“Ma Chu” is the only locality information on the field tag; Allen [1940:960] listed “Machu” as being in Kansu Province); **Mountains 30 mi SW Maqu Xian**, AMNH 84257, 84258.

Sichuan Province: Garzê (=Kanze, 31°38’N/100°01’E), AMNH 113587—113589; **Dawu Xian** (=Tao Fu Shien, 31°00’N/101°09’E), AMNH 113582—113586; **Yen-ching-kou, 20 mi S Wanxian** (=Wanhsien, 30°49’N/108°24’E), AMNH 56096—56118, 56120, 56122—56129, 56132—56136, 56139—56150, 56153—56184, 56186, 56187, 56189—56192, 56420, 59856—59861, 59863, 59864, 59866, 59867, 59869—59871, 59873—59890, 59892; **Yibin** (=Suifu, 28°46’N/104°34’E), USNM 241146, 241147, 252893, 253334—253337; **S of Yibin, Tseo-jia-keo/Yunnan border**, USNM 252891, 253771, 253772; **Chung Chiang Miao**, 29°03’N/103°23’E; Traylor 1967), **30 mi W Minjian** (=Mapienting, 28°48’N/103°39’E), FMNH 40908 (Most samples of *A. agrarius* and the other Oriental species listed in this report that are in the Field Museum were obtained by F. T. Smith during 1931 and 1932. Traylor (1967) provided a gazetteer of Smith’s collecting localities in western China as well as a map and general description of the region in which he worked.); **Lu Erh Cheh**, FMNH 40906, 40907; **Lung Min Chiao** (“not found, ’near Chungking (Smith)’,” Traylor 1967: 8; Chongquing [=Chungking] is at 29°34’N/106°35’E), FMNH 37360—37366; **Tao Kuo**, FMNH 37337—37347; **Tu Kan** (29°20’N/107°55’E; Traylor 1967), **on Wu Jiang** (=Wu River), FMNH 40910; **Fu Pa** (28°45’N/106°45’E; Traylor 1967), FMNH 37334, 37335; **Pu Hoo** (28°55’N/106°55’E; Traylor 1967), **65 mi SE Chongquing**, FMNH 37336; **Chen Chia Chang** (29°06’N/107°07’E; Kerbis Peterhans, 1995), FMNH 37348—37359; **7 mi S Kao Ku**, FMNH 40911-40914; **Kao Ku** (29°30’N/108°06’E; Kerbis Peterhans, 1995), **Wu Jiang** (=Wu River), FMNH 40909; **Ta Chi Ho** (29°39’N/107°30’E; Kerbis Peterhans, 1995), **Wu Jiang** (=Wu River), FMNH 40904; **Yang Ko Chih** (29°23’N/107°48’E; Kerbis Peterhans, 1995), Wu **Jiang**, FMNH 40905; **Chin Chuan Shan**, 29°40’N/103°06’E (Kerbis Peterhans, 1995), FMNH 45279—45317; **Hei Ngai Ping** (30°00’N/103°33’E; Kerbis Peterhans, 1995), **E Ya’an** (=Yachow, 29°59’N/103°05’E), FMNH 45318—45337; **Wanxian** (=Wan Hsien, 30°49’N/108°24’E), **Chang Jiang** (=Yangtze River), FMNH 32790—32796; **Guan Xian** (=Kuan Hsien, 31°00’N/103°37’E), **Upper Min Jiang** (=Min River), FMNH 40901; **Shan Tai Su** (28°46’N/104°42’E; Kerbis Peterhans, 1995), **7 mi E Yibin** (=Ipin=Suifu, 28°46’N/104°34’E), FMNH 40902, 40903.

Anhui Province: Chang Jiang (=Yangtze) **Valley, near Dangtu** (=Tai-ping-fu, 31°34’N/118°29’E), USNM 219272—219274.

Shanghai Province: Shanghai (31°06’N/121°22’E), USNM 239750.

Hubei (=Hupeh) **Province: Yichang Xian** (=Ichang Hsien, 30°48’N/111°20’E), AMNH 36886, 36887.

Hunan Province: Yueyang (=Yochow), **Hubin** (=Huping, 29°19’N/113°06’E) **College**, AMNH 56193, 56194, 56196, 56198, 56200, 56202—56208, 56210, 56212, 56213, 56476—56479, 56481, 56768; **Yueyang** (=Yochow, 29°23’N/113°06’E), FMNH 32762—32767; USNM 239540—239542, 239549—239553, 239555—239558, 239578, 239579, 239581—239583; **Chun San Island**, USNM 239536, 239543—239548; **Changshow Kai, Hunan-Jiangxi border** (“Changshow Kai” is probably Ch’ang-shou-chieh [=Changshoujie], 28°43’N/113°58’E), USNM 240205, 240206.

Guizhou Province: Shimenkan (=Shih men k’an, 28°41’N/106°48’E), USNM 259197; **Guiyang** (=Kweiyang, 26°35’N/106°43’E), USNM 279297—279299, 282626.

Fujian (=Fukien) **Province: Chong’an Xian** (=Chungan Hsien, 27°46’N/118°01’E), AMNH 84774; **Shaowu** (27°21’N/117°27’E), ZFMK 50.452, 50.455, 50.460.

Taiwan Province: USNM 283763, 283764, 330234; **T’aipei** (25°05’N/121°32’E), USNM 238146, 238147, 261049; **Waterworks**, USNM 283738, 283739; **5 mi NE Taizhong** (=Taichung, 24°09’N/120°40’E), USNM 294208—294211; **Ho-ping [Xian?], Taizhong** (=Tai-chong), USNM 330235; **T’aipei Xian, Ali-lao** (25°17’N/121°36’E), USNM 330236—330241, 332980—332982; **T’aipei Xian, Ling kau**, USNM 358369.

NORTH KOREA:

North Hamgyong Province: Tumen river valley, Musan (42°12’N/129°15’E), AMNH 34087, 34089, 34091, 34092; **Hozando**, AMNH 34094—34097, 34099—34101; **Daichi-bei (also “Daiichhei”)**, AMNH 34082. (R. C. Andrews, the collector, wrote that “these three localities are practically the same, being only a few miles apart and all in the Tumen river valley with no physical barriers separating them“ [correspondence files in AMNH Department of Mammalogy].)

Hyesan Province: P’ot’ae-nodongjagu (=Potaidon, 41°43’N/128°20’E; USBGN Korea, 1963; Jones & Johnson 1965: 403, give approximate coordinates of 41°43’N/128°22’E for “Potai-dong”), AMNH 34084, 34086 (R. C. Andrews, the collector, referred to this locality as a village in a tributary valley of the Yalu River [correspondence files in AMNH Department of Mammalogy]); **Pochong**, AMNH 34104 (R. C. Andrews mentioned that Pochong is about 25 miles from Potaidon in a connecting river valley [correspondence files in the Department of Mammalogy]. Jones & Johnson 1965: 403, could not exactly locate Pochong, but gave approximate coordinates at 41°31’N/128°18’E.).

Chagang Province: Chonggang-up (=Chungkang-chin, 41°46’N/126°52’E), AMNH 34105.

North Korea: (Province not determinable), **150 mi up Yalu River**, USNM 199655.

“Korea”: (Province not located), **Kuksa-bong** (Jones & Johnson 1965: 402, commented about this locality: “not exactly located, but probably the mountain by that name at 38°05’N 126°37’E.” These coordinates place the locality in North Korea.), USNM 298158, 198159.

SOUTH KOREA:

North Ch’ungch’ong Province: 7 mi W Ch’ungju, 36°58’N/127°56’E), 100 m: USNM 299546—299550; **4 mi W Ch’ungju**, 100 m, USNM 298984.

South Kyongsang Province: Ulsan (35°32’N/129°21’E), AMNH 34106, 34107; **Pusan area** (35°08’N/129°04’E), USNM 298164—298167; **5 mi ENE Pusan**, 2 m, USNM 299187—299202.

Kyonggi Province: Unsan-ni (38°04’N/127°13’E), 100 m: USNM 299532, 299533; **Ori-dong** (38°03’N/126°58’E), USNM 298131—298138; **Soul-t’ukpyolsi, Soul** (=Seoul, 37°30’N/127°00’E), AMNH 170103, 170104, FMNH 91365—91369, 90420—90427; **Soul-t’ukpyolsi, 10 mi NE Soul**, USNM 283675; **Soul-t’ukpyolsi, 6 mi E Soul**, USNM 299534—299545, 299555—299558, 299584; **5 mi E Soul**, USNM 298975, 298976; **Soul-t’ukpyolsi, NE Soul, Mosug-ri Station**, USNM 283639, 283640; **Soul-t’ukpyolsi, Soul, King’s Palace**, USNM 298149—298152; **Soul, CS-2360**, USNM 299603—299611; **Chang-ni** (37°31’N/126°49’E), USNM 298130; **Nam San** (37°33’N/126°59’E), USNM 283638; **Central National Forest, 15—18 mi NE Seoul**, USNM 298153—298157; **Central National Forest, near Pup’yong-ni** (37°44’N/127°12’E), 100—200 m, USNM 299110, 299111, 299527, 299529, 299551, 299552; **Yonch’on** (38°06’N/127°04’E), USNM 294676—294678, 294680, 298141—298145; **4 mi S Yonch’on**, USNM 294679, 294699; **5 mi SSE Yonch’on**, USNM 294692; **2 mi E Songdong-ni** (38°01’N/127°16’E), 95 m, USNM 299108, 299109; **Munsan-ni** (37°51’N/ 126°47’E), 50 ft, USNM 300449—300451; **2 mi S Suwon** (37°16’N/127°01’E), 27 m, USNM 299114—299127, 299629; **1/2 mi N T’ongjin** (37°43’N/126°33’E), USNM 298993, 298994; **3 mi S Osan** (37°09’N/127°04’E), 17 m, USNM 299128—299142; **Songu-ri** (37°50’N/127°09’E), USNM 294681—294683, 298160—298162; **Toktun-ni** (37°58’N/127°07’E), USNM 294693, 298163; **Chongong-ni** (Jones & Johnson 1965, spell the name as “Ch’onsong-ni” in the text [p. 385] and “Chon’gong-ni” in their gazetteer [p. 402]; coordinates they provide are 38°01’N/127°04’E, which are the same given by USBGN Korea, 1963, for Chongong-ni.), USNM 294687—294691, 298116—298122.

Kangwon Province: 3 mi NW Chip'o-ri, 145 m, USNM 299105; **Chip'o-ri** (38°08'N/127°19'E), USNM 294667, 294668, 294670—294675, 298109—298115, 299528; **Tokkum-ni** (38°09'N/127°06'E), AMNH 170069; **Kumhwa** (38°17'N/127°28'E), USNM 294694, 294695, 298126—298129; **10 mi S Kumhwa**, USNM 294697, 294698; **15 mi S Kumhwa**, USNM 294696; **Sinsul-tong** (=Sinsul-li, 38°10'N/127°25'E), USNM 298139, 298140; **3 mi SW Yanggu** (38°06'N/128°00'E), 450 m, USNM 298977, 298978; **1 mi NW Oho-ri** (38°20'N/128°32'E), 6 m: USNM 298990; **1 mi N Oho-ri**, 1—2 m, USNM 298979, 298980, 298991, 298992; **3 mi SSE Sumil-li** (38°02'N/127°30'E), 1468 m, USNM 299106, 299107; **3 mi SE Kangnung** (37°45'N/128°54'E), 6 m, USNM 298987—298989; **8 mi SW Kangnung**, 550 m, 298985, 298986; **1 mi W Tangjonggok** (38°11'N/128°19'E), 425 m: USNM 298981—298983; **Tokkum-ni** (38°09'N/127°06'E), 110 m: USNM 298995, 298996; **Ch'ongyang-ni** (38°15'N/127°23'E), USNM 294684—294686, 298123-298125.

North Cholla Province: 8 mi SW Kunsan (35°59'N/126°43'E), 10 m, USNM 299143—299160, 299161 (holotype of *Apodemus agrarius pallescens*), 299162—299171.

South Cholla Province: 5 mi W Kwangju (35°09'N/126°55'E), 13 m, USNM 299172—299186.

Cheju Province, Cheju do (=Quelpart Island): **6 mi NNE Sogwi-ri** (33°15'N/126°34'E), 460 m, USNM 299216, 299223, 299224; **10 mi NE Mosulp'o** (33°13'N/126°15'E), USNM 299203, 299204 (holotype of *Apodemus agrarius chejuensis*), 299205, 299206, 299626; **6 mi NE Mosulp'o**, 200 m, USNM 299207—299214, 299627; **4 mi E Mosulp'o**, 100 m, USNM 299215, 299217—299219; **2 mi SE Mosulp'o**, 3 m, USNM 299220—299222.

"KOREA" (no other locality data): USNM 283676, 283677.

Apodemus chevrieri

Remarks: Originally described as a species by Milne-Edwards in 1872, *chevrieri* was arranged as a subspecies of *Mus sylvaticus* by Barrett-Hamilton (1900: 418), retained as a species in Thomas' (1912) report on Chinese mammals and in Ellerman's (1941) checklist, and until recently was treated as a subspecies of *A. agrarius* (Allen 1940; Ellerman 1949; Ellerman & Morrison-Scott 1951; Corbet 1978). In 1962, however, Pen et al. reported that both species were found in Omei Shan, *A. chevrieri* at higher altitudes and *A. agrarius* lower. Citing that report and other information, Xia (1985) contended that *A. chevrieri* should be regarded as a species because it and *A. agrarius* occur together in parts of Sichuan and Guizhou provinces, an assertion independently supported by Wang's (1985) study of *A. chevrieri* and *A. agrarius*, which also indicated sympatry between the two species.

The status of *chevrieri* as a distinct species of *Apodemus* whose closest living relative is *A. agrarius* is now accepted (Corbet & Hill 1992; Musser & Carleton 1993).

Besides lacking a middorsal stripe, examples of *A. chevrieri* are larger than those of *A. agrarius*, as indicated by lengths of head and body, hind feet, greatest length of skull, and length of maxillary molar row (see Table 227 in Corbet & Hill 1992: 357). Toothrow measurements are useful in distinguishing series of the two species. The difference in means of toothrow length between our samples of 208 *A. agrarius* and 320 *A. chevrieri* is statistically highly significant (table 1).

Corbet & Hill (1992: 357) indicated the lingual (medial in their terminology) root beneath each first upper molar to vary in form between the two species. It is, according to them, divided into two elements in specimens of *A. agrarius* but single in all examples of *A. chevrieri*. Each of the 331 specimens of *A. agrarius* that we surveyed does have two lingual roots. However, so do nearly all examples of *A. chevrieri* examined for this trait (table 2): out of 190 individuals from Yunnan, 97 % have double roots, and out of 431 specimens from Sichuan, 89 % have two clear lingual roots. A minority of specimens of *A. chevrieri* from those provinces either have one root or a single structure that is creased by a vertical furrow.

Table 1: Comparisons between AMNH Chinese samples of *Apodemus agrarius* and *A. chevrieri* in crown length of maxillary molar row (mm). The mean plus or minus one SD, range (in parentheses), and number of specimens are listed for each sample. P is the significance probability derived from a table of cumulative Student's t distribution; any value less than .05 is considered significant enough to reject the hypothesis that means of the two samples were drawn from the same population.

Province	*A. agrarius*	P	*A. chevrieri*
Fujian	3.8 ± 0.00 1		—
Hunan	4.0 ± 0.16 (3.7—4.3) 17		—
Sichuan	3.9 ± 0.13 (3.6—4.2) 120	.02—.01	4.2 ± 0.12 (3.9—4.6) 178
Yunnan	—		4.3 ± 0.15 (3.9—4.6) 142
Gansu	3.7 ± 0.16 (3.5—4.0) 8		—
Shaanxi	3.9 ± 0.14 (3.6—4.1) 57		—
Hubei	4.1 ± 0.00 2		—
Hebei	3.9 ± 0.07 (3.8—3.9) 2		—
Heilongjiang	3.9 ±0.00 1		—
TOTALS	3.9 ± 0.14 (3.5—4.3) 208	.01—001	4.2 ± 0.14 (3.9—4.6) 320

Table 2: Variation (expressed in number of specimens) in configuration of the lingual root beneath each first upper molar: comparisons between AMNH and FMNH samples of *Apodemus agrarius* and *A. chevrieri* from provinces in China.

Species and Province	Form of Root		
	Single	Single but creased by vertical furrow	Double
A. agrarius			
Fujian, Hunan, Sichuan, Gansu, Shaanxi, Hubei, Hebei, Jiangsu, Heilongjiang	0	0	331
A. chevrieri			
Sichuan	20	29	382
Yunnan	1	5	184

That examples of *A. chevrieri* average larger in body size than do those of *A. agrarius*, as indicated by the comparisons in Table 227 (p. 357) provided in Corbet & Hill (1992), is evident from our visual observations comparing crania of each species, side-by-side.

Sympatry between *A. agrarius* and *A. chevrieri* has been asserted (Wang 1985; Xia 1985; Corbet & Hill 1992), but supporting evidence has never been documented by publishing catalog numbers and localities for actual specimens upon which distributional records are based. We have identified samples of the two species collected from the same localities in Sichuan: 1) Chung Chiang Miao, 30 mi W Minjian; 2) Lu Erh Cheh; 3) Hei Ngai Ping, E Ya'an; 4) Guan Xian, upper Min Jiang; and 5) Nguluko (see Localities and Specimens Examined). Whether altitudes or microhabitats were common to samples of both species from each locality is unknown. These data would illuminate whether the two species are syntopic or parapatric.

Certain morphological traits shared by *Apodemus chevrieri* and *A. agrarius* indicate these species are phylogenetically closer to each other than to other species of *Apodemus*. Both have prominent supraorbital ridges that outline the interorbit and sweep back along lateral margins of the parietals. In other *Apodemus* that have supraorbital ridges, they are confined to the lateral margins of the frontals (fig. 3). In both species, a posterior cingulum on the first upper molar is either absent or small (see fig. 4B and the frequencies listed for *A. agrarius* in table 5). The majority of specimens in any sample of each species lack a cusp t3 on the second upper molar (fig. 4; table 5). The third molars are smaller relative to the others in the row than in any other species of *Apodemus*; cusp t8 is frequently missing or coalesced with cusp t5 (fig. 4; table 5). Finally, samples of *A. agrarius* we surveyed and most specimens of *A. chevrieri* have a divided lingual root beneath the first upper molar (table 2). Among muroid rodents, these character states are derived (Musser & Newcomb 1983), and their combination is uniquely shared by *A. agrarius* and *A. chevrieri* among species of *Apodemus*.

Localities and specimens examined:
CHINA:

Sichuan Province: Qionglai Shan (=Chien Lliang Shan Range), **30 mi W Miansi** (=Wenchwan, 31°22'N/103°33'E), 9500 ft, AMNH 111841, 111842, 111843—111851, 111868, 111869, 111875, 111878, 256449, 256450 ("Wenchwan", the town that Carter, Sage, and Sheldon used as a reference point for their collecting localities during the AMNH Sage West China Expedition, is probably not "Wenquan" as determined by Lawrence [1982]. The only Gazetteer listing for Wenquan is in eastern Sichuan at 31°22'N/108°27'E. "Wenchuan Xian" [previously Wenchuan Hsien] or "Weizhou" [previously Wenchuan hsien] are both better choices. According to USBGN, China, 1990, Weizhou is a PPL [populated place] and Wenchuan Xian is an ADM3 [third-order administrative division]; both are located at 31°28'N/103°35'E, significantly closer to the expedition route, as reproduced on Gioiosa's map in Sheldon [1975]. However, Weizhou [Wenchuan] seems to correspond to the "Wei-chou" on Gioiosa's map, both on topological and coordinate bases. The current locality which we believe to be the "Wen-chu-an" of Gioiosa's map is Miansi [previously Miansizhen] at 31°22'N/103°33'E. But, if "Wen-chu-an" of Gioiosa's map is the same as "Wenchwan" of the field localities, then all distances are overestimated.); **Chengou** (also "Chenggou" or "Chengo") **Forks, 30 mi W Miansi**, 7600 ft, AMNH 112529, 112540, 112541, 112546, 112557, 112574, 112601, 112602, 256460; **Chengou Creek, Cheng Wei, 25 mi W Miansi**, 7000—10,000 ft, AMNH 112025, 112027, 112028, 112030—112033, 112035, 112039, 112042, 112044—112047, 112049, 112050, 112053, 112054, 112057, 112058, 112060, 112061, 112063—112067, 112068, 112073—112076, 112078, 112081—112089, 112091—112094, 112099, 112100, 112103—112107, 112121, 112125, 112126, 112128, 112129, 112133—112136, 112142—112145, 112153, 112156, 112158, 112159, 112164, 112167, 112185, 112191, 112198, 112205, 112206, 112215—112220, 112222—112224, 112230, 112232, 112233, 112236—112239, 112241—112243, 112245, 112256, 112259—112267, 112269, 112270, 112272—112274, 112276—112278, 112287—112291, 112294, 112296, 112308—112311, 112327, 112328, 112336, 112342—112345, 112350, 112359, 112360, 112362—112364, 112370, 112375, 112378, 112380, 112381, 112383, 112391, 112392, 112398, 112401, 112409, 112416, 112434, 112441, 112455, 112456, 112482, 256454; **Chengou Creek, Tsa Pei, 20 mi W Miansi**, 6200 ft, AMNH 112019; **Chengou Creek, 10 mi W Miansi**, 5000 ft, AMNH 112484; **South slope Tsao Po ridge, 20 mi SW Miansi**, 5000 ft, AMNH 112016; **Tsao Po, 15 mi SW Miansi**, 5000 ft, AMNH 111910, 111923, 111924, 111932, 111933, 111940, 111947, 111949, 111950, 111957, 111958, 111960—111962, 111964, 111968, 111969, 111976, 111977, 111981, 111991, 112005; 6000 ft, 111950; **Wa Shan** (possibly Wanshan, 30°22’N/106°07’E), 7000 ft, AMNH 36891; **Kuan Shien**, (=Guanjian, 29°59’N/105°59’E), USNM 258119, 258120; **Chung Chiang Miao** (29°03’N/103°23’E; Traylor 1967), **30 mi W Minjian** (=Mapienting, 28°48’N/103°39’E), **S of Dadu He** (=Tung River), FMNH 40698, 40699; **Goan Shih Dwe** (31°00’N/103°36’E; Kerbis Peterhans 1995), FMNH 45100, 45147, 45379—45385, 45387, 45389, 45390, 45615; **Lu Erh Cheh**, FMNH 40697; **Nai Su Chen**, FMNH 44924, 44926, 44930, 44932, 44934, 44935, 44945, 44948—44953, 44960, 44969, 44971, 44972, 44975, 45341—45364, 45366—45378, 45440, 45446; **Ta Cho Fu** (29°12’N/103°20’E; Traylor 1967), **30 mi NW Minjian** (=Mapienting), **just S Dadu He** (=Tung River), FMNH 40659, 40662, 40664, 40665, 40667, 40668, 40670—40672, 40679, 40682, 40684, 40685, 40918; **Ta Tsai Tsu** (31°28’N/103°40’E; Traylor 1967), **NE Wen Chuan Hsien**, FMNH 44916, 44918, 45338—45340; **Hei Ngai Ping** (30°00’N/103°33’E; Kerbis Peterhans 1995), **E Ya’an** (=Yachow, 29°59’N/103°05’E), FMNH 44979—44981; **Hsiao Yang Chi** (29°06’N/103°21’E), **27 mi W Minjian** (=Mapienting), **S Dadu He** (=Tung River), FMNH 40701, 40704, 40706; **Guan Xian** (=Kuan Hsien, 31°00’N/103°37’E), **upper Min Jiang** (=Min River); FMNH 40711, 40716, 40722, 40727, 40742, 40757, 40762, 40775, 40781, 40801, 40803, 40808, 40810, 40824, 40844, 40860, 40862, 40885—40887, 40894, 40896, 40897; **Chou Tsen Goh, near Pin Yang Goh** (30°25’N/102°36’E; Kerbis Peterhans 1995), FMNH 45072—45079, 45233—45235, 45237, 45240, 45532; **Dun Shih Goh** (30°25’N/102°51’E; Kerbis Peterhans 1995), **above Baoxing** (30°23’N/102°50’E), FMNH 37370—37373, 37375, 37377—37396, 37438, 37453, 37474, 37490, 37499, 37503, 37521, 37527, 37820; **Fi Shan Kwan** (30°03’N/103°06’E; Kerbis Peterhans 1995), FMNH 37406—37418, 37553, 40655, 40657; **Baoxing** (=Paohing=Mupin, also spelled Mouping, 30°23’N/102°50’E), FMNH 36413—36417, 37367—37369, 37397—37405, 37542, 37549; **Pin Yang Goh** (30°25’N/102°36’E), **W Baoxing**, FMNH 44983, 44986, 44990, 44994, 44996, 44997, 45001—45006, 45008, 45010, 45012, 45013, 45016—45018, 45022—45024, 45029, 45031—45039, 45041, 45042, 45044, 45045, 45048—45051, 45054—45060, 45062, 45065, 45067, 45070, 45244, 45245, 45258, 45259, 45261, 45263-45267, 45270, 45271, 45273, 45275, 45276, 45479; **Sha Kuan Zu** (30°15’N/103°00’E; Traylor 1967), **SE Baoxing**, FMNH 36419, 36420; **Shan Tai Su** (28°46’N/104°42’E; Kerbis Peterhans 1995), **7 mi E Yibin** (=Ipin=Suifu, 28°46’N/104°34’E), FMNH 40658; **Mi-Li**, FMNH 33144; **Gang Yang Go** (30°21’N/102°30’E; Kerbis Peterhans 1995), **20 mi WSW Baoxing**, FMNH 36382, 36383, 36396, 36397, 36399—36402, 36408, 36409; **Luan Shih Go** (30°15’N/102°22’E; Kerbis Peterhans 1995), **20 mi SW Gang Yang Go, upper Dadu He** (=Tung River), FMNH 36410—36412; **Chin Chuan Shan**, 29°40’N/103°06’E; Kerbis Peterhans 1995), FMNH 44978; **“Sichuan”** (no other locality data), FMNH 36407.

Yunnan Province: Zhongdian (=Chung Tien), **Song-Pa**, 8000 ft, AMNH 43960; **Tomulang**, 10,000 ft, AMNH 43870, 43871, 43955, 43959, 44920, 44925, 44930 (we located Tomulang on a U.S. War Office map [1926]; is appears to be just north of „Tu-gan-sha”); **Tuguancun** (=Tu-gan-sha, previously known as T’u-kuan-ts’un), **20 mi S Zhongdian** (27°22’N/100°00’E), 10,000 ft, AMNH 43500, 44942; **Hoa Shan, 30 mi S Zhongdian**, AMNH 43767, 43863; **Fire Mountain, 30 mi S Zhongdian**, AMNH 43861, 43862, 43965; **Phete Mountain**, 10,000 ft, AMNH 43968; **Phete Mountains, 30 mi S Zhongdian**, 10,000 ft, AMNH 43966; **Phete Mountain, 40 mi S Zhongdian**, 8000 ft, AMNH 43770; **Ha-pa, 20 mi N Taku Ferry**, 10,000 ft, AMNH 43972, 43973 (We cannot update Ha-pa or Taku; Andrews & Andrews 1918, apparently referred to this locality as “Habala;” their route map shows Taku Ferry and Habala as roughly equidistant between Xiaozhongdian [27°35’N/99°48’E] and “Snow Mountain.”); **Jinsha Jiang** (=Yangtze River), **W bank of Taku Ferry**, 6000 ft, AMNH 43624, 43676, 43791, 43792, 43873, 43874, 43969, 43970; **Lijiang** (=Lichiang), **Yolungxue Shan** (=Snow Mountain), 12,000 ft, AMNH 43821; **Pes-hsui**, 10,000 ft, AMNH 43520, 43522, 43705, 43706, 43826, 43827; **Ssu Shan Mountain**, 12,000 ft, AMNH 43884; **Ssu Shan Chang**, 9000 ft, AMNH 43518, 43577, 43578, 43584, 43648, 43686, 43830—43848, 43908, 43909, 43911—43915, 43917—43919, 44805—44808, 44826, 44827, 44944, 44951; **Jinsha Jiang, Chi-tien**, 6400 ft, AMNH 43674, 43675, 43876; **Lijiang** (26°48’N/100°16’E), 8200 ft, AMNH 43516, 43626, 43646, 43647, 43684, 43685, 43716, 43717, 43920—43934, 43990, 44028—44030, 85043; **Jinsha Jiang, La-sa-ku** (just N "Shih-ku"), 6000 ft, AMNH 43505, 43696, 43697; **Jinsha Jiang, Shigu** (=Shih-ku, 26°52'N/99°57'E), 6000 ft, AMNH 43504, 43793; **Jinsha** (=Yangtze)-**Lancang** (=Mekong) **drainage, Litien**, 10,000 ft, AMNH 43951, 43952 (Litien is on our U.S. War Office Map [1926]; it lies halfway between Weixi [=Weihsi] and Judian [=Kütien]; inferred coordinates are 27°20'N/99°20'E); **Lancang Jiang** (=Mekong River), **Chung-ba**, 6000 ft, AMNH 43860, 43947; **Lancang Jiang, Hsiao-tien**, 6500 ft, AMNH 43507, 43632, 43690; **Lancang Jiang, Hsiao-ke-la**, 8000 ft, AMNH 43601, 43945; **Lancang Jiang, Yin-pan-kai**, 9000 ft, AMNH 43672, 43691, 43852, 43950 (There is a Yin-pan-kai at 26°27'N/99°09'E, which is just off Andrews & Andrews' 1918 published route map, but is most likely the same place); **Lancang Jiang, La-chu-wei**, 9000 ft, AMNH 43859; **Lancang Jiang drainage, Chiang-wei**, 8000 ft, AMNH 43508, 43688, 43689, 43786, 43857, 43858, 43935-43939 ("Chiang-wei" lies between the Pei-ping and "Yang-tsen" localities); **Lancang Jiang drainage, Sha-sung-shao**, 7500 ft, AMNH 43509, 43785, 43940 (Sha-sung-shao is probably the same as Gongguoqiao, 25°36'N/99°20'E); **Lancang Jiang drainage, Yang-tsen**, 9000 ft, AMNH 43494; **Er Hai** (=Tali Lake) **drainage, Nui-kai**, 7500 ft, AMNH 43695; **Er Hai, Yuhu** (=Langchiung hsien, 26°07'N/99°57'E), 7000 ft, AMNH 43680, 43681, 43694, 43866—43868, 43985; **Er Hai, Shan Kuan**, 6500 ft, AMNH 43506, 43865, 43984; **Nu Jiang** (=Salween River) **drainage, Mu-cheng**, 7000 ft, AMNH 43512, 43978 (our inferred coordinates of "Mu-cheng" are 23°45'N/99°12'E); **Wuding** (=Wu Ting Hsien), **Longjie** (=Lung Kai, 24°41'N/100°48'E), AMNH 84965, 84966, 84968, 84977, 84987, 84992; **Kunming** (=Yunnan Fu), **Kao Chiao Temple**, AMNH 84963, 84976, 84979 (according to Granger, 1932: 532, Kao Chiao Temple is on the western shore of "Kun-yang-hai" [=Dian Chi]); **15 mi SW Kunming** (25°04'N/102°41'E), USNM 279293; **Meti Long, near Muli**, 7700 ft, FMNH 32535; **Lijiang** (=Dayan), **Lijiang Range**, 9300 ft, FMNH 33190; **Lijiang** (=Dayan), **Lijiang Ridge**, 9000 ft, FMNH 28961, 28962; **Lijiang** (=Dayan), **45 mi N Lijiang** (26°48'N/100°16'E), FMNH 32534; **Nguluko** (27°03'N/100°12'E; Kerbis Peterhans 1995), FMNH 33164, 33166—33174, 33176—33179, 33187—33189; **Nguluko**, 9500 ft, FMNH 33162, 33163; **S Yongning** (=Yungning, 27°50'N/100°40'E), 9000 ft, FMNH 33195—33197;

Guizhou Province: Guiyang (=Kweiyang, 26°35'N/106°43'E), USNM 279294—279296.

Apodemus latronum

Remarks: This species was originally named as a subspecies of *A. speciosus* by Thomas (1911: 49), who succinctly diagnosed it as a large brown mouse with a short tail and long ears; an amplified description was provided a year later (Thomas 1912). The distinctive traits of *latronum* were evident to some investigators who thought they defined a valid species, but not to others who continued to view it as a subspecies of either *A. speciosus* or some other species of *Apodemus*. Osgood (1932), for example, recognized *latronum* as a species, noting that its large body size and big blackish ears distinguish it from *A. speciosus*; he thought it might instead be related to the European *A. flavicollis*, which is also characterized by large body size. In his report on mammals collected in China and Mongolia, Allen (1940: 950) concurred, noting that although *latronum* had originally been "described as a race of *A. speciosus* by Thomas, there is no doubt that this represents a species quite distinct" (p. 952). He agreed with Osgood that the Chinese form may prove to be allied to *A. flavicollis* but explained that "until a complete revision of the group can be made ... it seems as well to use the binomial, awaiting a more accurate determination of its relationship" (p. 952).

During the next few decades this Oriental endemic lost its identity as a species. In 1941, Ellerman followed Thomas in recognizing *latronum* as a subspecies of *A. speciosus*. By 1949, Ellerman had concluded that *latronum* represented an eastern subspecies of *A. flavicollis*, and it was later listed this way by Ellerman & Morrison-Scott (1951) and Ellerman (1961).

The specific recognition of *latronum*, as a member of a distinct group of eastern *Apodemus* unrelated to the European *A. flavicollis* and *A. sylvaticus*, was supported by Zimmermann in 1962. In his taxonomic review of Palaearctic mammals, Corbet (1978) followed Zimmermann and also provided key traits that distinguish *A. latronum* from other species, especially *A. draco* with which it occurs sympatrically and syntopically. The identity of *latronum* has remained intact to the present (Corbet & Hill 1992; Musser & Carleton 1993; Xia 1984, 1985) except for the report by Feng et al. (1986), who considered it a subspecies of *A. draco.*

Our records of the species are from the mountains of Sichuan and northern Yunnan. Feng et al. (1986) identified specimens as *A. draco latronum* from eastern Xizang (Tibet), and Corbet & Hill (1992: 358) included northern Burma in the range. We do not know the source (publication or specimens?) upon which this Burmese segment is based; our large series of *Apodemus* from northern Burma are all *A. draco.*

Allen (1940) provided a good description of *A. latronum*. It closely resembles *A. draco* in fur color and chromatic pattern as well as cranial and dental morphology. *Apodemus latronum* is larger, has a much longer molar row (table 3; fig. 1), three pairs of mammae instead of two (Corbet & Hill 1992: 357; we have verified this pattern with AMNH specimens), and longer fur that is silky to the touch (shorter and more velvety in *A. draco*).

Difference in body size is a primary trait distinguishing examples of *A. latronum* from series of *A. draco.* Other than size and number of mammae, the two species are closely similar in characters associated with fur and appendages. A similar cranial conformation is shared by both — the skull of *A. latronum* appears to be a larger version of that in *A. draco*, based on our visual comparisons.

The geographic range of *A. latronum* overlaps those of several other species of *Apodemus.* Corbet & Hill (1992) as well as Xia (1985) noted that *A. latronum* and *A. draco* are found together over "much" of their geographic range. Among our samples, we found no localities in Sichuan where both species were collected together, but we do have samples in the American Museum from Yunnan (Tomulang, Tuguancun, Ha-pa, Lijiang, Ssu Shan Mountains, and Ssu Shan Chang; see lists of Localities and specimens examined) that contain examples of both species collected at the same localities, altitudes, and time periods.

Small samples of both *A. latronum* and *A. peninsulae* were collected at two localites in western Sichuan (see the account of *A. peninsulae* below).

Apodemus chevrieri has also been taken with *A. latronum.* Corbet & Hill's (1992: 358) map indicates that the ranges of these two species do not overlap, but the American and Field Museums have samples of both species obtained from northwestern Yunnan at Tomulang, Tuguancun, Ha-Pa, Lijiang, Ssu Shan Mountains, Ssu Shan Chang, 45 mi N Lijiang, Yin-pan-kai, Yang-tsen, and Nguluko (see Localities and specimens examined).

Localities and specimens examined:
CHINA:

Sichuan Province: 20 miles N of Litang (30°02'N/101°21'E), AMNH 113683 (J. T. Young, the collector, who was in W Sichuan in 1934, listed the Litang area and all of his other localities [Hekou, Wolongshi, Yalung Jiang, Gongga Shan] as being within the "Sikong District". Sikang was an administrative district

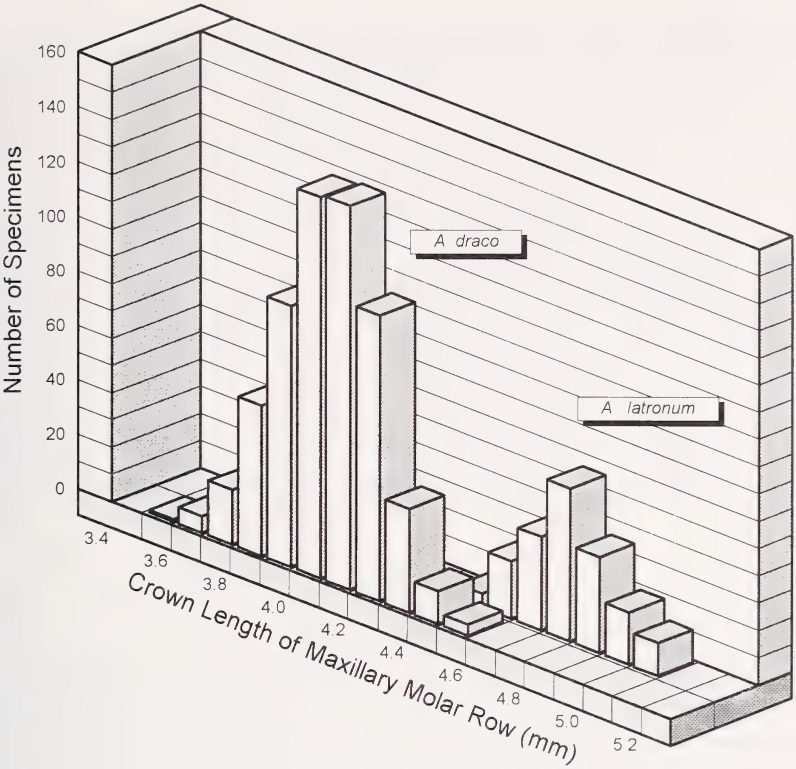


Fig. 1: Frequency distributions of values for crown length of maxillary molar row obtained from Chinese samples of *Apodemus draco* (n = 618) and *A. latronum* (n = 182). Summary statistics for the samples are listed in table 3.

that no longer exists; it has been divided, with the eastern portion [where Young collected] annexed to Sichuan Province, and the western part associated with Xizang Zizhiqu [Tibet Autonomous Region].); **Hekou** (=Hokow, 30°02'N/101°02'E), 9400 ft, AMNH 113626; **Wolongshi** (=Wo-lung-shih 30°03'N/101°21'E), AMNH 113626, 113686, 113687; **Yalung Jiang** (=Yalung Jiang), AMNH 113628, 113629 (Yalung Jiang is a river flowing through the areas in which J. T. Young worked. We were unable to pinpoint the localities at which the specimens were collected.); **Gongga Shan** (=Minya Konka 29°34'N/101°53'E), **Konka Gompa**, AMNH 113630, 113631, 113633, 113638—113641, 113645, 113646, 113648—113650, 113652—113656, 113660—113662, 113664—113667, 113688; 10,000 ft, AMNH 113622; **Gongga Shan, Mu-chu Valley**, AMNH 113647, 113651, 113663; **Gongga Shan, Tze Mei**, AMNH 113632, 113634—113637, 113657—113659; 9000 ft, 113668—113677 (Stevens, 1930: 354, identified a "Tzumei" which is about 30 mi SSW of "Minya Konka" [approximately 29°17'N/101°58'E]; if this is Young's Tze Mei, then there is no guarantee that the other specific locations for "Minya Konka" [Konka Gompa and Mu-chu Valley] are necessarily close to the mountain.); **Chu Lung Shien, Da Pu Tze**, 7000 ft, AMNH 113623 (J. T. Young's collecting locality, Chu lung Shien, is a mystery, but there is a "Dapuzi" at 28°12'N 101°24'E, which is a bit south of the other collecting sites); **Ta chiao**, AMNH 36890; **Tang-gu** (=Tanggo, 29°06'N/101°27'E), USNM 255924; **near Gieu-long Shien** (=Gulung), USNM 255923; **Yu-long-shi Gorge**, USNM 255927, 255951 (this could be Yulong, 31°05'N/103°30'E, Wo-long-shih [locality used by J.T. Young], or neither one); **Ku-lu** (=Ku-lo=Gulung, 30°53'N/99°52'E), USNM 259521; **Wuxi** (=Wu-chi, 31°28'N/109°36'E), USNM 259522; **Chong ku, near Lucheng** (=K'angting, 30°03'N/102°02'E), USNM 267660; **Ku-Lu** (this may be the same as Gulung, which is the same as Ku-lo, 30°53'N/99°51'E), FMNH

33200—33203, 33205—33211; **Nien Yuen Fu**, FMNH 32530; **Wuxi** (=Wu-Chi or Wu-ch'i, 31°28'N/109°36'E), FMNH 33147, 33212—33220, 33222—33231; **Chao-Loo** (29°56'N/101°33'E; Kerbis Peterhans 1995), 13,600 ft, FMNH 33148; **Che-Lo** (30°03'N/101°38'E; Kerbis Peterhans 1995), FMNH 33149, 33150.

Yunnan Province: Zhongdian (=Chung Tien), **Tomulang**, 10,000 ft, AMNH 43495, 43503, 43958 (see note in *A. chevrieri* section); **Tuguancun** (=Tu-gan-sha; previously T'u-kuan-ts'un), **20 mi S Zhongdian** (27°22'N/100°00'E), 10,000 ft, AMNH 43496-43499, 43692, 43961, 43962; **Ha-pa, 20 mi N Taku**, AMNH 43677; **Chang Jiang, 10 mi E Taku Hills**, 9000 ft, AMNH 43790, 43975, 43976 (see note in section on *A. chevrieri*); **Lijiang, Yolongxue Shan** (=Snow Mountain, 27°07'N/100°10'E), 12,000 ft, AMNH 43528, 43530, 43533, 43540, 43543, 43545—43549, 43552, 43698, 43699, 43820, 43881, 43882, 43885, 43910, 43992, 43993; 13,000 ft (timber line), AMNH 43536—43539, 43877—43879; **Pes-hsui**, 10,000 ft, AMNH 43525, 43492, 43521, 43524, 43527, 43899, 43900, 43902, 43566, 43567, 43569, 43650, 43687, 43707, 43710, 43711, 43828, 43829, 43904—43907, 43991; **Ssu Shan Mountains**, 12,000 ft, AMNH 43493, 43534, 43535, 43553—43557, 43560, 43561, 43563, 43701, 43822, 43886—43894, 43896-43898, 43994; **Ssu Shan Chang**, 9000 ft, AMNH 43571-43573, 43575, 43580—43583, 43585—43590, 43649, 43712, 43713, 43916 (see note in section on *A. chevrieri*); **Lijiang, 25 mi N** (27°00'N/100°17'E; Kerbis Peterhans 1995), FMNH 32532; **Lijiang, 45 mi N** (27°29'/100°17'E; Kerbis Peterhans 1995), 10,500 ft, FMNH 32542, 32533; **Lancang Jiang, Yin-pan-kai**, 9000 ft, AMNH 43605 (see note in section on *A. chevrieri*); **Yang-tsen, Lancang Jiang Drainage**, 9000 ft AMNH 43941; **Nguluko** (27°03'N/100°12'E; Kerbis Peterhans 1995), FMNH 33165, 33175, 33180—33182, 33184—33186, 33192, 33582; **Jinsha Jiang** (=Yangtse River), **Big Bend** (27°27'N/100°14'E; Kerbis Peterhans 1995), 10,600 ft, FMNH 33191, 33193, 33194.

Apodemus draco

Remarks: Barrett-Hamilton (1900: 418) described *draco* and designated it a subspecies of *Mus sylvaticus*; the type series was collected at Kuatun in the northwestern part of Fujian Province. The association of *draco* with the European *A. sylvaticus* was accepted by most authors (Allen 1940; Ellerman 1941, 1949; Ellerman & Morrison-Scott 1951) until 1962, when Zimmermann separated *draco* as a species and aligned it with other Oriental *Apodemus* in the subgenus *Alsomys*.

By 1978, Corbet had summarized the key features distinguishing *draco* as a species, and treated *orestes* (Thomas, 1911, which included *ilex* Thomas, 1922) as a valid subspecies of *A. draco*. Earlier, Allen (1940) had considered both *draco* and *orestes* to be subspecies of *A. sylvaticus*, with *draco* distributed in eastern China and *orestes* in the western portion of that country. Both Anthony (1941), writing about the mammals collected in northern Burma by members of an American Museum expedition, and Lu et al. (1964), in a report on mammals from the Lin-Tsang region of western Yunnan, recognized *orestes* as a subspecies of *A. sylvaticus*.

Allen (1940), Ellerman & Morrison-Scott (1951), and Corbet (1978) erroneously included the names *argenteus* and *badius* as synonyms of *A. draco*. Both names were attributed to Swinhoe (1870), but each was actually proposed by someone else and Swinhoe had simply used them to identify specimens from China.

Corbet's (1978) diagnosis of *A. draco* is clear. Specimens can be unambiguously determined as *A. draco* or some other species by using his identification key. Xia (1984, 1985), in a report on Chinese *Apodemus*, also accepted Corbet's evaluation and treated *draco* as a species and recognized two subspecies: *A. d. draco* in northeastern and southeastern China, and *A. d. orestes* in western China. Feng et al. (1986) identified their material from Xizang (Tibet) as *A. draco orestes*. The Oriental *draco* is also one of the species of *Apodemus* listed by Musser & Carleton (1993).

Table 3: Contrasts between Chinese samples of *Apodemus draco* and *A. latronum* in crown length of maxillary molar row (mm). The mean plus or minus one SD, range (in parentheses), and number of specimens are listed for each sample. P is the significance probability derived from a table of cumulative Student's t distribution; any value less than .05 is significant enough to reject the hypothesis that means of the two samples were drawn from the same population. Samples of *A. draco* are in AMNH, those of *A. latronum* are in AMNH and FMNH.

Province	*A. draco*	P	*A. latronum*
Fujian	3.8 ± 0.22 (3.5—4.1) 5		—
Gansu	4.2 ± 0.00 1		—
Hebei	3.9 ± 0.12 (3.8—4.1) 17		—
Hubei	4.0 ± 0.00 1		—
Shaanxi	3.9 ± 0.00 2		—
Sichuan	4.1 ± 0.16 (3.6—4.5) 415	<.001	4.7 ± 0.15 (4.4—5.0) 62
Yunnan	3.9 ± 0.14 (3.6—4.4) 177	<.001	4.7 ± 0.14 (4.4—5.0) 120
TOTALS	4.0 ± 0.16 (3.5—4.5) 618	<.001	4.7 ± 0.13 (4.4—5.0) 182

Recently, in their review of Indomalayan mammals, Corbet & Hill (1992) have modified the definition of *A. draco*, extracting *orestes* from it, and recognizing that form as a separate species. In their view, *A. draco* (in which they would include, with question, *semotus* from Taiwan and *ilex* from Yunnan) ranges from Assam and northern Burma to southern China (Yunnan, Hubei, and Fujian provinces), possibly Taiwan and north into the provinces of Sichuan, Gansu, Shanxi, and Hebei; *Apodemus orestes* occurs in the mountains of Sichuan, Yunnan, northern Burma, and Assam (see their map on p. 359). Corbet & Hill (1992: 360) also contended that *A. orestes* "is sympatric (or possibly parapatric) with forms referable to *A. draco* in Sichuan, mainly at higher altitudes. It is clearly distinguishable by darker colour and very long tail (usually over 120 % of head and body)." Thomas, who originally described *orestes* and named it as a subspecies of *A. speciosus* in 1911, had pointed out in 1912 (p. 137) that *orestes* differed from *draco* "by its larger size, longer tail, and less rufous tone." Other than the difference in tail length and fur tone, samples of *orestes* and *draco* are virtually indistinguishable from one another in body size, coloration of pelage, number of mammae, and dental and cranial morphology, judged by the traits Corbet & Hill list in their Table 227 (p. 357) to distinguish the species of *Apodemus*.

We studied large series of *draco/orestes* from China and northern Burma to determine if we could distinguish two species. Paula Jenkins also loaned us a reference series from the British Museum: two examples of *orestes* (BMNH 11.9.8.92 and 11.9.8.98) from the type series collected on Mount Omei Shan in Sichuan, one from 8000 ft, the other from 12,000 ft; a specimen of *draco* (BMNH 97.6.6.11) from the type series obtained at Kuatun in Fujian Province; another example of *draco* (BMNH 11.9.8.90) from Mount Omei Shan obtained at 6000 ft; and a specimen of *draco* (BMNH 11.2.1.147) from Wenhsien in southern Kansu Province. According to Paula, all these specimens had been studied by Corbet. (Musser had previously examined holotypes of *Mus sylvaticus draco*, BMNH 98.11.1.20, and *Apodemus speciosus orestes*, BMNH 11.2.1.170.)

We focused on the American Museum collection and first surveyed skulls. Nearly all the crania are broken or incomplete, the result of improper technique used when the material was cleaned in the 1930s and 1940s, so our survey was not quantitative but inspectional. Other than noticing obvious size differences associated with age classes, we could not sort the skulls into two groups that might represent two species; these results paralleled those obtained from our study of the British Museum reference series.

We then surveyed fur color and relative tail length in adults, the only features used to distinguish *draco* from *orestes* (Thomas 1912; Corbet & Hill 1992). We are not impressed with the color difference. All our specimens from Burma, collected from altitudes spanning 4200 to 9000 ft, have dark brown upperparts, whether long-tailed or short-tailed. Nearly all of the Chinese samples also have dark brown fur. Those from Tsao Po at 5000 ft in Sichuan Province are slightly brighter with more buff overtones than are those collected at higher altitudes in Sichuan, but the difference is subtle and wide overlap exists in the range of variation observed among the samples. Finally, the American Museum series from Chong'an Xian, in the mountains of Fujian Province, close to Kuatun, the type locality of *draco*, and topotypes stored in Washington and Bonn, are just as dark as those specimens in samples from Sichuan obtained at elevations between 7000 and 11,000 ft (the Miansi region). Mice in the Fujian sample have shorter coats than do those at high altitudes in Sichuan but differences in tone or hue are not apparent.

Similar results came from our study of the British Museum reference series. Fur of the *draco* from Kuatun is just as dark as coats on the two examples of *orestes* from Mount Omei Shan; difference in pelage thickness was the only contrast.

Because the type localities of *draco* and *orestes* are in China, we surveyed primarily the American Museum Chinese material to test the validity of tail length as a diagnostic trait. We only included specimens in full adult pelage, used the measurements recorded on skin labels, and examined the distribution of percentages obtained from the ratio "length of tail/length of head and body". Our data comes from samples collected at Chong'an Xian in Fujian Province and Eastern Tombs (Tung Ling) in Hebei Province (FMNH examples from here were included), specimens that morphologically match typical *draco* from Kuatun; and from material obtained in Sichuan at altitudes extending from 5000 to 11,000 ft in the Miansi region (various localities 10—40 mi W Miansi, and Tsao Po, 15 mi SW Miansi), which certainly represents *orestes* at the higher altitudes and should include *draco*, particularly from lower places. The utility of relative tail length as a

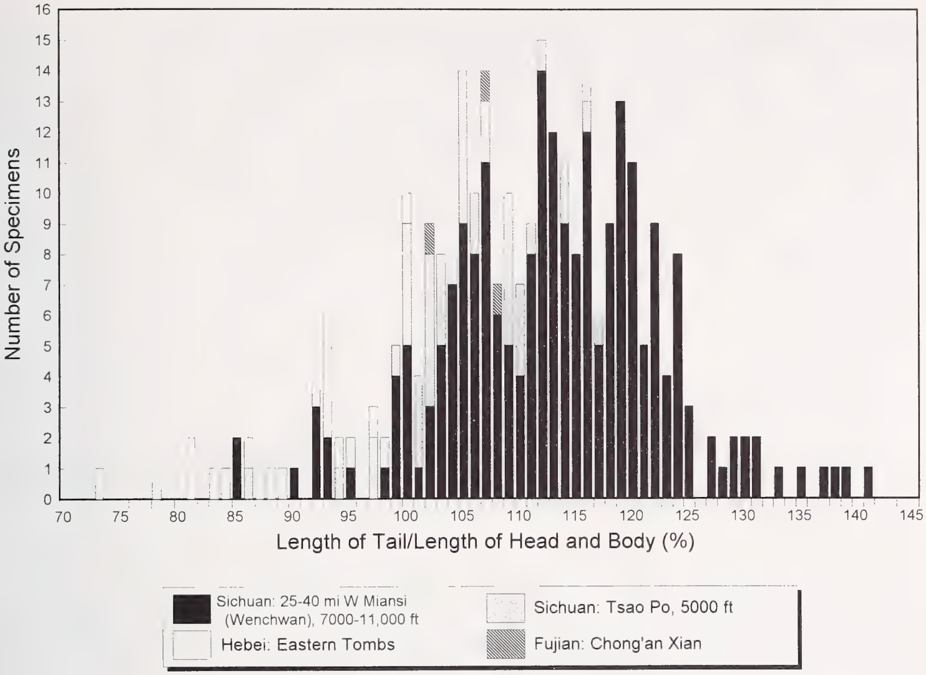


Fig. 2: Frequency distribution of values derived from the ratio, Length of Tail/Length of Head and Body and obtained from Chinese samples representing "*draco*" and "*orestes*." Samples are from Sichuan Province, Miansi region (n = 223, mean = 115 %), Sichuan Province, Tsao Po (n = 46, mean = 104 %), Hebei Province (n = 19, mean = 91 %), and Fujian Province (n = 3, mean = 106 %). Note the apparent lack of bimodality. See text for discussion.

distinguishing character should be revealed in the frequency distribution of ratio values: either a unimodal or bimodal profile.

The frequency distribution of values we obtained appears unimodal (fig. 2). Values from the high-altitude series from 7000—11,000 ft by themselves form a nearly symmetrical unimodal distribution. Those from specimens collected at 5000 ft, the small series from Fujian, and the sample from Hebei are mostly scattered throughout the left portion of the frequency profile but a few points extend to the right half of the distribution. The range in values obtained from four out of the five specimens in the British Museum reference series (the specimen from Kuatun lacks measurements) is 115—127, which clusters in the right side of the frequency distribution. If more than one species exists in these samples, they cannot be confidently separated by relative tail length.

Nor is there any suggestion of bimodality in the histogram of molar row length for samples of *draco* from the Chinese provinces of Fujian, Gansu, Hebei, Hubei, Shaanxi, Sichuan, and Yunnan (N=618, fig. 1). Furthermore, we did not find statistically significant differences among means of molar row length in samples from which the histogram in figure 2 (depicting distribution of relative tail lengths)

Table 4: Comparisons among AMNH Chinese samples of *Apodemus draco* in crown length of maxillary molar row (mm). Number of specimens (N), mean plus or minus one standard deviation (M ± SD), and observed range (OR) are listed for each sample. Data are from the same samples from which the histogram in fig. 2 was derived. No statistically significant differences (P = <.05) were found between means of any of the six possible comparisons.[a]

Locality	N	M ± SD	OR
FUJIAN			
Chong'an Xian	4	3.9 ± 0.13	3.8—4.1
HEBEI			
Eastern Tombs	17	3.9 ± 0.12	3.8—4.1
SICHUAN			
Tsao Po, 5000 ft	87	4.0 ± 0.15	3.6—4.3
25—40 mi W Miansi (Wenchwan), 7000—11,000 ft	258	4.1 ± 0.13	3.7—4.5

[a] P values are: Eastern Tombs vs. Chong'an Xian, .6—.5; Eastern Tombs vs. Tsao Po, >.9; Eastern Tombs vs. Miansi, .2—.1; Chong'an Xian vs. Tsao Po, .5—.4; Chong'an Xian vs. Miansi, .2—1; Tsao Po vs. Miansi, .2—.1.

was derived (table 4). Species of muroid rodents that closely resemble each other in body size and morphology typically can be distinguished by a significant difference in length of toothrow (*A. agrarius* and *A. chevrieri*, for example, table 1).

We did not find evidence supporting the separation of *orestes* as a species separate from *draco*, at least based upon our study of the specimens listed here as well as the British Museum reference sample. There does seem to be geographic variation in tail length within the species that may be significant. Mice obtained from lower elevations and from regions to the southeast and northeast of Sichuan tend to have shorter tails relative to head and body length.

Localities and specimens examined:
CHINA:

Hebei (=Chihli) **Province: Eastern Tombs** (Tung Ling), **80 mi NE Beijing**, AMNH 56423—56428, 56431—56433, 56435, 56437, 56439—56441, 56443—56447, 85287, 85289, FMNH 32768—32771 (see comments about this locality in section on *A. agrarius*).

Shaanxi (=Shonsi) **Province: Qin Lin Shandi** (=Tsing Ling Mountains), **Taibai Shan** (=Tai Pai Shan, 33°57'N/107°45'E), 10,000 ft, AMNH 56405, 56406, 56790; **Taibai Shan** (=Tai-pei-shan), **80 mi WSW Xi'an** (=Sianfu, 34°16'N/108°54'E), 2000 and 3000 ft, USNM 200876, 200878; **Taibai Shan, 90 mi WSW Xi'an**, 9000 ft, USNM 200877; **Liucun** (=Liu-tsuen=Liu-tsun, 34°31'N/108°44'E), **15 mi S Xi'an** (=Sianfu), USNM 155120, 155121 (see comment in *A. agrarius* section).

Gansu (=Kansu) **Province: Maqu Xian** (=Ma Chu, 34°05'N/101°45'E), AMNH 84305, 84306 (see note in *A. agrarius* section).

Sichuan Province: Da Bei Hsui Gou (also "Dabieshuigo"), 40 mi W Miansi (=Wenchwan, 31°22'N/103°33'E), 11000 ft, AMNH 112615 (see the note about "Wenchwan" in the section on *A. chevrieri*); **Qionglai Shan** (=Chien Lliang), **30 mi W Miansi**, 9500 ft, AMNH 111852, 111854—111866, 111870—111874, 111876, 111877, 111879—111895; **Mao Mo Gou (includes "Mamago"), 30 mi W Miansi**, 8600 ft, AMNH 112488—112490, 112492—112519, 256457, 256458; **Chengou (includes "Chenggou," "Chengo") Forks, 30 mi W Miansi**, 7600 ft, AMNH 112520—112528, 112530—112539, 112542—112545, 112547—112556, 112558—112573, 112575—112600, 112603—112609, 112610—112612, 112614, 256459, 256461; 8000 ft, 112613; **Chengou Creek, Cheng Wei, 25 mi W Miansi**, 7000—10,000 ft, AMNH 110920, 112034, 112055, 112070—112072, 112080, 112096—112098, 112101, 112102, 112108, 112109, 112112—112118, 112120, 112122—112124, 112131, 112137—112141, 112146, 112148—112152, 112154, 112155, 112157, 112161—112163, 112165, 112166, 112169—112175, 112177—112180, 112183, 112184, 112186—112190, 112192—112196, 112200, 112201, 112204, 112207, 112209, 112210, 112212, 112213, 112226—112228, 112246, 112248, 112251, 112254, 112258, 112271, 112279—112281, 112283—112286, 112292, 112293, 112295, 112297—112301, 112303—112307, 112312, 112314—112319, 112321—112323, 112326, 112329—112335, 112337—112340, 112346—112348, 112351—112357, 112361, 112366, 112369, 112372, 112373, 112376, 112379, 112384, 112386—112390, 112393—112396, 112399, 112400, 112402, 112404—112408, 112411—112415, 112417—112419, 112422, 112423, 112426—112432, 112436, 112438, 112439, 112443, 112445, 112446, 112452—112454, 112457—112462, 112464, 112466, 112468—112470, 112473—112476, 112478, 113012, 256452—256456, 256462—256465 (The range "7000—10000" ft is written on many of the field labels, "7000" ft on some; many field tags are missing; "7000" ft is noted on nearly all the museum skin labels.); **Chengou Creek, Tsa Pei, 20 miles W Miansi**, 6200 ft, AMNH 112020, 112021; **Chengou Creek, 10 mi W Miansi**, 5000 ft, AMNH 112485—112487; **Tsao Po ridge, 20 mi SW Miansi**, south slope, 8700 ft, AMNH 112017; **Tsao Po, 15 mi SW Miansi**, 5000 ft, AMNH 111896—111909, 111911—111922, 111925—111930, 111934—111939, 111941—111946, 111948, 111951—111956, 111959, 111963, 111965—111967, 111970—111973, 111975, 111978—111980, 111982—111986, 111988, 111989, 111992—112004, 112006—112015, 111376, 256451; **Wa Shan** (possibly Wanshan, 30°22'N/106°07'E), 7000 ft, AMNH 36889; **Chu Lung Shien, Da Pu Tze**, AMNH 113678—113680 (see the note about J. T. Young's collecting localities under the "Litang" entry in the *A. latronum* section); **Zhongdian** (=Chung Tien), **Song Pa**, 8000 ft, AMNH 43668, 43794 (Andrews and Heller, the collectors, did not travel all the way to Zhongdian [see route map in Andrews & Andrews 1918]. The northern extent of their route passed through "Hsiao Chung Tien," now Xiaozhongdian [xiao is a diminutive Pinyin prefix], a smaller town which lies to the south of Zhongdian. Xiaozhongdian is located at 27°35'N/99°48'E; Song Pa is probably very near.); **Wenchuan, Wolong Nature Reserve** (21°20'N/103°48'E), AMNH 232376—232378; **Uen Dhuan**, USNM 240394; **near Washan**, USNM 241284; **Yibin** (=Suifu, 28°46'N/104°34'E), USNM 252892, 253333; **Ya'an** (=Yachow, 29°59'N/103°05'E), USNM 253794; **Yu-long-shi valley**, USNM 255925, 255928; **Yu-long-shi gorge**, USNM 253926, 253929, 253930 (D. C. Graham, collector; see note in section on *A. latronum*); **Li Tio**, USNM 255972; **near Li Tio**, USNM 256118; **Kuan Shien**, USNM 258121 (see note in list of *A. chevrieri*); **Baoxing** (=Mupin, also spelled Mouping, 30°23'N/102°50'E), USNM 258367—258380, 258382, 258384—258391, 258393—258401; **Weizhou** (=Wei Chow, 31°28'N/103°35'E), USNM 258546—258548; **Wen Chuan**, 258709, 259364 (see discussion of Wenchuan in section on *A. chevrieri*); **Shimian Xian, 17 km SSE Xinmian** (=Shimian, 29°15'N/102°23'E), **along Daho**, USNM 574336—574354, 574411—574457, 574471—574473; **Chu Mar, 21 mi SW Tze Ta Tee**, FMNH 32536; **Goan Shih Dwe**, FMNH 45080—45099, 45101—45146, 45148—45212, 45386, 45388, **Lu Erh Cheh**, FMNH 40688—40696; **Nai Su Chen**, FMNH 44922, 44923, 44925, 44927—44929, 44931, 44933, 44936—44944, 44946, 44947, 44954—44959, 44961—44968, 44970, 44973, 44976, 44977, 45365, 45394, 45396; **Ta Cho Fu** (29°12'N/103°20'E; Traylor 1967), **30 mi NW Minjian** (=Mapienting, 28°48'N/103°39'E), **just S Dadu He** (=Tung River), FMNH 40660, 40661, 40669, 40677, 40680, 40681, 40683, 40686, 40687; **Hsiao Yang Chi** (29°06'N/103°21'E; Kerbis Peterhans 1995), **27 mi W Minjian, S Dadu He**, FMNH 40700, 40707, 40708; **Yueh Li Tsai**, FMNH 44902; **Ta Tsai Tsu** (31°28'N/103°40'E; Traylor 1967), **NE Wen Chuan Hsien**, FMNH 44903—44915, 44917, 44919—44921; **Shan Wan Kun** (29°01'N/103°28'E; Kerbis Peterhans 1995), FMNH 40673—40676; **Guan Xian** (=Kuan Hsien, 31°00'N/103°37'E), **upper Min Jiang** (=Min River), FMNH 40712—40715, 40717—40721, 40723—40726, 40728—40741, 40743—40756, 40758—40761, 40763—40771, 40773, 40774, 40776—40780, 40782—40800, 40802, 40804—40807, 40811—40823, 40825—40843, 40845—40855, 40857—40859, 40861, 40863—40884, 40888—40893, 40895, 40898—40900; **Chou Tsen Goh, near Pin Yang Goh** (30°25'N/102°36'E; Kerbis Peterhans 1995), FMNH 44982, 45071, 45229—45232, 45236, 45238, 45239; **Dun Shih Goh** (30°25'N/102°51'E; Kerbis Peterhans 1995), **above Baoxing** (30°23'N/102°50'E), FMNH 37374, 37376, 37421—37433, 37435—37437, 37439—37447, 37449—37452, 37454—37473, 37475—37489, 37491—37498, 37500—37502, 37504—37520, 37522—37526, 37528—37541; **Fi Shan Kwan** (30°03'N/103°06'E; Kerbis Peterhans 1995), FMNH 40656; **Baoxing** (=Paohing=Mouping, 30°23'N/102°50'E), FMNH 37419, 37543—37548; **Pin Yang Goh** (30°25'N/102°36'E; Kerbis Peterhans 1995), **W Baoxing**, FMNH 44985, 44987, 44989, 44991—44993, 44995, 44998—45000, 45007, 45009, 45011, 45014, 45015, 45019—45021, 45025—45028, 45030, 45040, 45043, 45046, 45047, 45052, 45053, 45061, 45063, 45064, 45066, 45068, 45069, 45242, 45246—45257, 45260, 45262, 45269, 45272, 45274, 45277, 45278, 45398; **I-Tze**, FMNH 33145; **Mi-li**, FMNH 33141—33143, 33198, 33199; **N Hlagong**, FMNH 33146; **Gang Yang Go** (30°21'N/102°30'E; Kerbis Peterhans 1995), **20 mi WSW Baoxing**, FMNH

36384—36394; **Lu Ting Shan** (30°15’N/102°22’E; Kerbis Peterhans 1995), FMNH 36252—36344, 36346—36381 (6650—6850 ft), 36377—36381 (6650—7600 ft), 36395, 36505; **“Sichuan”** (no other data), FMNH 36404—36406.

Yunnan Province: Zhongdian (=Chung Tien), **Tomulang**, 10,000 ft, AMNH 43502, 43666, 43667, 43795, 43953, 43954, 43956 (see the note about this locality in the section on *A. latronum*); **Tuguancun** (=Tu-gan-sha, previously T’u-kuan-tsun), **20 mi S Zhongdian** (27°22’N/100°00’E), 10,000 ft, AMNH 43501, 43619, 43664, 43665, 43872, 43963, 43964, 44919, 44926, 44932, 44954, 44956 (see note in *A. latronum* section); **Hoa Shan, 30 miles S Zhongdian**, AMNH 43654—43657, 43765—43767; **Phete (also “Pe-ti” or “Peh-ti”) Mountain**, AMNH 43660; 10,000 ft, AMNH 43774; **Phete Mountains, 30 mi S Zhongdian**, 10,000 ft, AMNH 43618, 43653, 43661—43663, 43771—43773, 43864, 44923, 44963; **Phete Mountains, 40 mi S Zhongdian**, 8000 ft, AMNH 43617, 43658, 43768, 43769; **Ha-pa, 20 mi N Taku Ferry**, 10,000 ft, AMNH 43678, 43679, 43971 (see the note in section on *A. chevrieri*); **Lijiang, Yolungxue Shan** (=Snow Mountain), 12,000 ft, AMNH 43532, 43541, 43542, 43544, 43550, 43551, 43880, 43883; **Pes-hsui**, 9000 ft, AMNH 43715; 10,000 ft, AMNH 43519, 43523, 43526, 43564, 43565, 43568, 43651, 43652, 43703, 43704, 43708, 43709, 43824, 43825, 43851; **Ssu Shan Mountains**, 12,000 ft, AMNH 43531, 43558, 43559, 43562, 43700, 43823, 44800, 44933, 44957; **Ssu Shan Chang**, 9000 ft, AMNH 43570, 43574, 43576, 43591, 43714, 43849, 43850, 44809, 44813, 44817, 44822, 44922, 44936, 44937, 44948, 44952 (see note in *A. chevrieri* section); **Lancang Jiang** (=Mekong River), **Hsiao-tien**, 6500 ft, AMNH 43948; **Lancang Jiang, Hsiao-ke-la**, 8000 ft, AMNH 43597—43600, 43603, 43673, 43781, 43855, 43942—43944, 43946, FMNH 39406; **Lancang Jiang, Yin-pan-kai**, 9000 ft, AMNH 43604, 43775—43777, 43779, 43853, 43854, 43949, FMNH 39407 (see note in *A. chevrieri* section); **Lancang Jiang, La-chu-wei**, 9000 ft, AMNH 43669, 43670, 43782; **Lancang Jiang drainage, Pei-ping (also “Pi-ping” or “Peti-ping”)**, 8000 ft, AMNH 43671, 43783, 43784, 43987, 43988 (Andrews and Heller collected in the “Mekong River drainage” after their expedition turned away from the Lancang Jiang but before they reached Jianchuan [=Chau-chuan chou, 26°28’N/99°52’E]. Our inferred coordinates of Pei-ping are 26°40’N/99°30’E.); **Lancang Jiang-Jinsha Jiang** (=Mekong-Yangtze Rivers) Divide (27°30’N/98°40’—99°20’E), 8000—9000 ft, FMNH 28959; **Lancang Jiang-Jinsha Jiang Valley** (28°00’N/98°40’—99°20’E), 7000 ft, FMNH 28960; **Ho-mu-shu Pass**, 8000 ft, AMNH 43593, 43796—43802, 43804—43809, 43811, 43813, 43815, 43816, 43986, 44062, 44870, FMNH 39413—39415; **Longchuan Jiang** (=Shiveli River), **Tai-ping-pu**, 7000 ft, AMNH 43788, 43789; 8000 ft, AMNH 43787 (“Tai-ping-pu” is between “Ho-mu-shu” and Tengchong [=Teng-yueh, 25°02’N/98°28’E]); **Nu Jiang** (=Salween River) **drainage, Mu-cheng** (23°45’N/99°11’E; Kerbis Peterhans 1995), AMNH 43513, 43719, 43720; 6000 ft, AMNH 43682, 43749, 43751—43756, 43758, 43760, 43762—43764, FMNH 39408—39410; 7000 ft, AMNH 43510, 43511, 43514, 43515, 43683, 43721—43724, 43726, 43727—43735, 43737—43748, 43979—43981, 43983, 44876, 44879—44884, 44886, 44894, 44946, 44953, 83972, FMNH 39411, 39412; **Nanding He** (=Namting River), **Burma Border**, AMNH 44872.

Hubei (=Hupeh) **Province: Fan Xian** (=Fang Hsien, 32°04’N/110°47’E), 8500 ft, AMNH 36888.

Fujian (=Fukien) **Province: Chong’an Xian** (=Chungan Hsien, 27°46’N/118°01’E), AMNH 84751, 84754, 84757, 84758, 84760, 84763, 84768, 84770; **Kuatun**, 2000 m, ZFMK 50.445—50.447, 50.449, 50.451; **Kuatun**, USNM 141484, 252183—252185. (All these specimens from Fujian are topotypes or near-topotypes of *A. draco*.)

BURMA:

Kachin State: Imaw Bum (26°10’N/98°28’E), 9000 ft, AMNH 115324—115337, 115477—115481; **Nyetmaw River** (approximately 26°10’N/98°30’E), AMNH 115339 (9000 ft), 115340—115356, 115482—115486 (8600 ft); **Vijawlaw** (approximately 26°11’N/98°06’E), **5 mi NE Kangfang**, 6000 ft, AMNH 115314, 115315; **Kangfang** (=Gangfang, 26°08’N/98°35’E), 5200 ft, AMNH 115260—115276, 115278, 115279, 115282—115292, 115294, 115297, 115298, 115302—115313, 115316-115321, 115495, 115544, 115553; **above Tsonma** (26°09’N/98°34’E), **1 mi W Kangfang**, 8300 ft, AMNH 115357, 115487; **Tangtung** (26°04’N/98°35’E), **S of Kangfang**, 5077 ft, AMNH 115375, 115376; **Pawahku** (26°11’N/98°40’E), 7400 ft, AMNH 115358, 115373, 115374, 115490; **Chimeli Pass road** (approximately 26°12’N/98°41’E), AMNH 115359-115363, 115366, 115367, 115370, 115488, 115489 (10,000 ft), 115364, 115365, 115368, 115369, 115371, 115372 (9800—10,800 ft); **Hpimaw** (26°01’N/98°37’E), 7600 ft, AMNH 115377—115383, 115395; **Hpimaw road, SE Hpimaw**, 9000 ft, AMNH 115384—115394, 115396, 115397; **Black Rock** (approximately 26°01’N/98°32’E), AMNH 115399; **Hpinlawshka** (=Hpinlaw River, approximately 26°00’N/98°25’E), 4200 ft, AMNH 115491; **Htawgaw**, 5600 ft, AMNH 115461, 115492, 115258, 115259, 115400, 115401, 115494; **Luksuk** (approximately 25°54’N/98°24’E), 5200 ft, AMNH 115402, 115403; **Hpare** (25°50’N/98°25’E), 6000 ft, AMNH 115404, 115438—115454, 115459, 115460; **Hpare Pass Camp** (approximately 25°46'N/98°27'E), 8500 ft, AMNH 115455–115458; **Hpare-Saulang road**, 8200 ft, AMNH 115428–115436; **Saulang** (25°42'N/98°21'E), 6500 ft, AMNH 115405–115408, 115425–115427; **Changyinku** (25°35'N/98°21'E), 7000 ft, AMNH 115409–115424; **Nam Kui Mts, Adung Valley** (28°10–15'N/97°40'E), FMNH 40967–40975 (6000 ft), 40971–40983 (8000 ft), 40984–40994 (12,000 ft). (We relied on Anthony's reports, both unpublished [1939] and published [1941] for information about localities in Kachin State where American Museum specimens were collected; the map provided by Anthony [1941] was particularly helpful. Coordinates indicated as "approximately" were inferred from Anthony's map, the others are from the Burma Gazetteer [USBGN Burma, 1966].)

Chin State: Mount Victoria (21°14'N/93°55'E; from USBGN Burma, 1966), AMNH 163692 (2200 m), 163663–163683, 163685, 163686, 163688–163691 (2600 m), 163687 (2800 m).

INDIA:

Arunachal Pradesh: Miao, Upper Camp (27°15'N/96°52'E), 2500 m, USNM 564493.

Apodemus semotus

Remarks: Originally described as a species of *Apodemus* by Thomas (1908), *semotus* was later listed as a subspecies of *A. sylvaticus* (Ellerman 1949; Ellerman & Morrison-Scott 1951). Corbet (1978: 137) treated it as a species, an action followed by Musser & Carleton (1993), but Corbet also noted that the "form is close to *A. draco* and could be conspecific with it." Corbet & Hill (1992) did include *semotus* within *A. draco* but questioned the association. In its morphology, the specimens of *semotus* in the American Museum and National Museum of Natural History are more similar to examples of *draco* than to any other mainland species represented by our samples; its relationship to mainland *A. draco* will have to be resolved in the context of a critical systematic revision of *A. draco*, as well as *A. semotus*, in which the extent of individual and geographic variation in and among mainland and island samples is addressed.

Apodemus semotus is a montane endemic, most commonly found between 1400 and 3700 m, but rarely below or above those altitudes. The only other species of *Apodemus* occurring on Taiwan is *A. agrarius*, which is found only below 1000 m (Yu 1994).

Localities and specimens examined:

CHINA:

Taiwan Province: Chia-i Xian, Ali Shan (=Mount Ali, Mount Arisan, 23°32'N/120°48'E), AMNH 247647 (2200 m), USNM 261050–261059, 283740, 283741, 295128, 332993–333025; **Chia-i Xian, Ali Shan Station**, USNM 358371–358375; **2 km W Ali Shan Station**, USNM 358370, 358376–358380; **Nan-t'ou Xian, Chuei Feng**, USNM 332983–332992, 333027, 333032–333034; **Nan-t'ou Xian, Wu-she** (=Wu-sheh, 24°02'N/121°08'E), USNM 333026, 333028–333031; **Nan-t'ou Xian, Ho Huan Shan** (24°09'N/121°16'E), USNM 358381–358396.

Apodemus peninsulae

Remarks: Jones (1956) carefully reviewed the taxonomic history of *A. peninsulae*, from its original description by Thomas (1907) as a subspecies of *Micromys speciosus*, through the stage during which it was recognized as a separate species (Allen 1940; Hollister 1913; Miller 1914), to its submersion as a subspecies of *A. flavicollis* (Ellerman 1949; Ellerman & Morrison-Scott 1951). He also enumerated the traits distinguishing *A. flavicollis* and *A. peninsulae* and described a new subspecies of the latter, *A. p. sowerbyi*, from northern China.

Subsequent reports on *Apodemus* or Asian faunal assemblages have reinforced the species-integrity of *peninsulae* as a member of the palearctic fauna (Zimmermann 1962, 1964; Jones & Johnson 1965; Vorontsov et al. 1977; Corbet 1978; Xia 1984, 1985; Pavlinov & Rossolimo 1987; Mezhzherin & Zykov 1991; Feng et al. 1983, 1986; Martens & Niethammer 1972; Musser & Carleton 1993). Museum records listed here are within the recorded geographic range of *A. peninsulae*, which consists of a northern segment and two southern arms (see the map in Corbet 1978: 252). The northern range extends through southern Siberia from the Altai Mountains in the west to the Ussuri region in the east (Vorontsov et al. 1977; Bekasova et al. 1980), as well as the island of Sakhalin in the Russian Federation and the northern Japanese island of Hokkaidō. Based upon our records, an eastern arm drops south through eastern Mongolia and northeastern China through the provinces of Heilongjiang, Jilin, Liaoning, Hebei, E Nei Mongol, covers the Korean Peninsula, then extends westward through northern China in the provinces of Shanxi, Shaanxi, southeastern Gansu to southeastern Qinghai, then drops south through western Sichuan. Feng et al. (1983) recorded the species from southwestern Sichuan and eastern Xizang (Tibet), and Allen (1940) referred to a specimen from northwestern Yunnan. There are no records south of that region of Yunnan, and none west of about 92 ° east longitude. Musser & Carleton (1993) incorrectly included the Chinese province of Xinjiang within the range of *A. peninsulae*, but only *A. agrarius* and *A. uralensis* (recorded as *A. sylvaticus tscherga*) are known from that region (Ma et al. 1987).

Apodemus peninsulae and *A. draco* are superficially similar in their morphologies, leading Corbet (1978: 137) to suggest they are conspecific. Corbet & Hill (1992), however, recognized both species. Some American Museum series of *A. draco* were originally identified as *A. peninsulae*, and we found samples of each in other museums misidentified as either *A. peninsulae* or *A. draco*. Examples of Chinese *A. peninsulae* contrast most conspicuously with specimens of *A. draco* in ear and molar traits: the buffy pinnae of *A. peninsulae* are the same color as the rest of the dorsal fur, and lack a swatch of dark hairs at their anterior bases; cusp t7 on each first upper molar is conspicuously smaller than the anterior lingual cusps t1 and t4 and usually occurs as a spur or narrow ridge off the central cusp t8 (fig. 5C). Ears of *A. draco* are blackish brown, the anterior base of each partially covered with a preauricular tuft of long black hairs; both dark preauricular tuft and ears provide vivid contrast with the general dorsal color of the upperparts. Cusp t7 in *A. draco* is much larger, subequal in size to cusps t1 and t4, and forms a distinct cusplet off the central cusp t8 (fig. 5B). These discriminating features were pointed out by Allen (1940), who also noted the close general resemblance between the two species.

Our inspection revealed other traits that seem to distinguish samples of the two species. *Apodemus draco* has absolutely larger pinnae, relatively longer incisive foramina, usually reaching the level of, or sometimes penetrating between, the anterior root of the first upper molars, as compared to terminating short of the roots in *A. peninsulae*. The zygomatic plate and hind feet seem narrower in *A. draco* than seen in *A. peninsulae*.

Apodemus peninsulae occurs primarily in northern latitudes, *A. draco* ranges mainly to the south and west of *A. peninsulae*, and their distributions slightly overlap in northern China (northern Hebei and southern Shaanxi), judged by the specimens recorded in our report. Although they overlap, we have no evidence from our material, nor from published documentation, that both species occur at the same locality. Jones (1956: 342) mentioned twelve specimens from 65—75 miles northeast of Beijing that were originally identifed as *A. peninsulae*, four of which he retained as that species, but reallocated the rest to *A. draco*. We studied the same series in the National Museum and determined all 12 to be *A. peninsulae* based on characters discussed above. Both species are similar in body size and morphology. If they also have similar diets they might not be able to utilize resources at the same place and may not be syntopic but perhaps parapatric.

In western Sichuan, examples of *A. peninsulae* and *A. latronum* have been collected together at two places: 20 mi N Litang, and in the Mu-chu Valley of the Gongga Shan (see lists of Localities and specimens examined). Apodemus latronum is much larger in body size than *A. peninsulae*.

The American Museum and National Museum series of *A. peninsulae* illustrate what may be significant geographic variation in body size that was formally defined by Jones (1956) when he described Chinese samples under the name *sowerbyi*, a distinctive subspecies of *A. peninsulae*. Jones pointed out that his samples from Korea, northern Manchuria (=Heilongjiang), and Siberia contained specimens that are basically larger and brighter than examples from China obtained at about 40° latitude and south of there to possibly northeastern Sichuan. His table of measurements (1956: 344) clearly illustrates the size difference. Our specimens from northern China (Heilongjiang, Jilin, and Liaoning), Mongolia, Russian Federation, North and South Korea (also identified by Jones & Johnson 1965: 387, as typical *peninsulae*), and the Japanese island of Hokkaidō are noticeably larger (as judged by size of skull) and have brighter fur than do examples from farther south in China (Hebei, southern Nei Mongol, Shanxi, Shaanxi, SE Gansu, SE Qinghai, and W Sichuan). The contrast between the two sets of samples is striking and, except for Jones' astute observations, has been overlooked or unremarked in reports dealing with *A. peninsulae* (Corbet 1978, for example). A careful study of geographic variation in samples now identified as *A. peninsulae* is needed to test the alternative hypotheses that the geographic variation reflects the presence of two species, possibly parapatric in distribution, or just north-south clinal variation in body size within one species. If no morphological or genic evidence of intergradation between northern and southern samples can be demonstrated, the central and southern Chinese segment should be recognized as *A. sowerbyi*. One probable synonym of *sowerbyi*, whether treated as species or subspecies, is *qinghaiensis*, a subspecies of *A. peninsulae* described by Feng et al. (1983) based upon samples from southwestern Sichuan and eastern Xizang (Tibet).

Samples identified as *A. peninsulae* need to be reassessed in the context of a careful systematic study to determine 1) the significance of morphological variation within and among series, 2) the actual geographic range of the species, and 3) its phylogenetic relationship to *A. draco* and the extent and details in overlap of geographic distributions. Study of our specimens and those of other species listed here indicates that the morphology of *A. peninsulae* is distinctive compared with all other species of *Apodemus*.

Localities and specimens examined:

CHINA:

Heilongjiang (=North Manchuria) **Province: Xiaoling** (=Hsiaoling, 45°22’N/127°17’E), AMNH 120445, FMNH 44759; **Yimianpo** (=I-mien-po, 45°03’N/128°04’E), USNM 199668—199671; **near Yimianpo**, USNM 199666, 199667, 201280—201293; **Shuanqhe**, USNM 544446.

Jilin Province: Songhua Jiang (=Sungaree River), **60 mi SW Jilin** (=Chilin=Kirin, 43°53’N/126°35’E), USNM 197784—197791, 197794 (holotype of *Apodemus praetor*), 197793, 197794; **Hang-Tao-Hetzu**, FMNH 44757, 44758.

Hebei (=Chilhi) **Province: 100 mi NE Beijing**, AMNH 45460—45463, 56449, 56451—56458, 56465, 56468—56471, FMNH 32772—32775; **Hsin-lung-shan, 65 mi NE Peking**, USNM 219224—219233, 219235; **Wuling Shan** (40°47’N/117°30’E), 75 mi NE Peking, USNM 219234.

Nei Mongol Autonomous Region (=N. Shansi): **Hohhot** (=Kwei hua cheng, 40°47’N/111°37’E), AMNH 45385—45387, 56473; **mountains 30 mi W Hohhot**, USNM 175521, 175522, 175523 (holotype of *Apodemus peninsulae sowerbyi*), 175525 (“mountains” not included in locality designated in description of the subspecies); **Da Hinggan Ling** (=Great Khingan Mountains, 49°00’N/122°00’E), **Yalu** (48°33’N/122°07’E), FMNH 44351; **Yalu Station, China East Railway**, FMNH 49910, USNM 270438, 270439.

Liaoning Province: Fengtien, 20 mi SSE Chiao-yang-chen, USNM 197783; **Fengtien, “35 mi SW SSE” Chiao-yang-chen**, USNM 197782 (We found coordinates for both of these localitites, but they don’t match the relationships as described. Shenyang [Fengtien, 41°48’N/123°27’E] and Chaoyang [Ch’ao-yang-chen, 41°33’N 120°25’E].).

Jiangxi Province: Yichun (=I-ch’un), **Cenyang** (=Hsing’an, 28°25’N/117°35’E), ZFMK 59.329.

Shanxi (=Shansi) **Province: Lung-wang-shan, 20 mi E Taiyuan** (=Tai-yuan-fu, 37°52’N/112°33’E), 4000 ft, AMNH 36894, 36895; **He-shuin**, AMNH 45389; **mountains 50 mi NW Taiyuan** (=T’ai-yuan-fu, 37°52’N/112°33’E), USNM 172559—172562; **Chiao-cheng-shan, 90 mi W Taiyuan**, USNM 155068—155071; **18 mi W Taiyuan**, USNM 155067; **Longwang** (=Lung-wang-shan, 37°20’N/113°13’E), **20 mi E Taiyuan**, USNM 172506, 172508—172515, 172558.

Shaanxi (=Shensi) **Province: 45 mi S Fengxiang** (=Fengsiangfu, 34°32’N/107°23’E), 3600 ft, AMNH 32281, 32282; **12 mi S of Yan’an** (=Yenan-fu, 36°36’N/109°28’E), USNM 155072—155075.

Gansu (=Kansu) **Province: Mountains 10 mi SW Jonê** (=Choni, 34°35’N/103°32’E), AMNH 84289, 84292, 84294—84302; FMNH 32777; **Jonê** (34°35’N/103°32’E), FMNH 36072—36076, 36093; **Archuen**, AMNH 34285, 34286, 34288, 34290, 34291, FMNH 32776; **mountains 15 mi S Lanzhou** (=Lanchow, 36°03’N/103°41’E), USNM 155171; **40 mi SE Xincheng** (=Taochou, 34°43’N/103°35’E), 11,000 ft, FMNH 19076, 19077; **10 mi SE Xincheng** (=Taochou), 8000, 8500 ft, FMNH 19078, 19079.

Qinghai Province: Yushu Zangzu Zizhizhou, Nangqên Xian (32°15’N/96°13’E), **Bei Zha Forestry Station**, USNM 449148—449150, 449174, 449175.

Sichuan Province: 10 mi N Dawu Xian (=Tao Fu Shien, 31°00’N/101°09’E), 10,500 ft, AMNH 113624; **20 mi N Litang**, AMNH 113681, 113682; **26 mi E Litang**, 15,000 ft, AMNH 113625, 113685; **Litang**, 30°02’N/101°21’E, 14,000 ft, AMNH 113684; **Gongga Shan** (=Minya Konka), **Mu Chu Valley** (29°34’N/101°53’E), AMNH 113642—113644 (see note in *A. latronum* section).

RUSSIAN FEDERATION:

W Siberia: Krasnoyarsk Kray, Khakassia Republic (=Khakas-skaya A.O.), **Abakan** (53°43’N/91°25’E), USNM 254967.

Siberia: Altay Kray: 25 mi SE of Biysk (=Biisk, 52°35’N/85°16’E), **Altai Mountains, Tepucha**, USNM 175164 (holotype of *Apodemus nigritalis*); **Eastern Siberia, Tandy** (49°18’N/81°18’E), USNM 257373—257381.

Southern Siberia, Chita Oblast’: Sretensk (52°15’N/117°52’E), AMNH 178835; **Transbaikalia, vicinity of Sretensk**, AMNH 87092.

Amurskaya Oblast’: Svobodnyy Rayon (51°24’N/128°05’E), USNM 448224, 448225.

Khabarovsk Kray: Amur River, Nanke, 75 mi N Khabarovsk, AMNH 85470; **Nelta River, 60 mi N Khabarovsk**, AMNH 85469; **Monoma River, 80 mi E Troitskoye** (=Troitskoy, 49°25’N/136°32’E), AMNH 85422.

Gorno-Altay Republic: Dapucha, Altai, USNM 175163, 175168-175171.

MONGOLIA:

15 mi N Ulaanbaatar (=Urga, 47°54’N/106°52’E), AMNH 45842, 45843.

NORTH KOREA:

North Hamgyong Province: Tumen river valley, Musan (42°12'N/129°15'E), AMNH 34066, 34067; **Hozando**, AMNH 34052, 34062, 34065, 34093 (see note in *A. agrarius* section); **Tumen river valley, 18 mi SW Nonsatong**, AMNH 34053, 34056, 34058, 34061; **43 mi SW Nonsatong**, AMNH 34068 (Nojido is actually written on the skin tags, but Andrews wrote that Nojido and Nonsatong "are synonyms, being simply the Japanese and Korean names of the same place." He also noted that this locality is in the Tumen river valley, 50 miles away from Musan, but he doesn't reveal in which direction it lies from Musan [correspondence files in AMNH Department of Mammalogy]. USOG for Korea, 1963, listed a "Nongsa-dong" at 42°03'N/129°59'E, almost exactly 50 mi SE of Musan, very close to the sea of Japan; that place, however, is not in the Tumen river valley.).

Hyesan Province: P'ot'ae-nodongjagu (=Potaidon, 41°43'N/128°20'E; USBGN for Korea, 1963; Jones & Johnson 1965: 403 give approximate coordinates of 41°43'N/128°22'E for "Potai-dong"), USNM 197974, 197975.

"Korea": Kuksa-bong (apparently in North Korea; see comment in list of *A. agrarius*), USNM 198177.

North Korea: (Province not determinable), **150 mi up Yalu River**, USNM 199662—199664.

SOUTH KOREA:

Kyonggi Province: Soul-t'ukpyolsi, Soul (=Seoul, 37°30'N/127°00'E), AMNH 170067, 170068, 170099—17102; **Soul-t'ukpyolsi, 6 mi S Yongdungp'o**, USNM 299554; **Soul-t'ukpyolsi, 6 mi E Soul**, 45 m, USNM 299526, 299612; **Central National Forest, 15—18 mi NE Soul**, USNM 298169—298173, 299585; **Central National Forest, Pup'yong-ni** (37°44'N/127°12'E), USNM 299113, 299236, 299239, 299240, 300651; **Central National Forest, near Pup'yong-ni**, 200 m, USNM 299112, 299230—299235, 299237, 299238, 299530, 299531, 299553, 299559, 300650; **4 mi S Yonch'on** (38°06'N/127°04'E), USNM 294719; **7 mi SSE Munsan-ni** (37°51'N/126°47'E), USNM 302913; **Toktun-ni** (37°58'N/127°07'E), USNM 294707, 294708.

Kangwon Province: Chip'o-ri (38°08'N/127°19'E), USNM 294669, 294700—294705; **Kumhwa** (38°17'N/127°28'E), USNM 294709—294712; **8 mi SW Kangnung** (37°45'N/128°54'E), 550 m, USNM 298972—298974; **3 mi SSE Sumil-li** (38°02'N/127°30'E), 1468 m, USNM 299229; **Ch'ongyang-ni** (38°15'N/127°23'E), USNM 294706.

JAPAN:

Hokkaidō: Sapporo (43°05'N/141°21'E), USNM 281679, 281680.

Apodemus gurkha

Remarks: This very distinctive Nepalese species was named and first described by Thomas in 1924, but later relegated as a subspecies of *A. flavicollis* by Ellerman (1949, 1961) and Ellerman & Morrison-Scott (1951). Martens & Niethammer (1972) extracted *gurkha* from synonymy, documenting its morphological limits and geographic distribution based on 44 specimens. They concluded that particular morphological traits of the skin, skull, and dentition allied *A. gurkha* with Oriental species of *Apodemus* in the subgenus *Alsomys* rather than *A. sylvaticus* and its allies in the subgenus *Sylvaemus*, which supported Zimmermann's (1962) premise. Chromosomal evidence also seemed to affirm a link between *A. gurkha* and the Oriental group (Gemmeke & Niethammer 1982). *Apodemus gurkha* is now recognized as a unique endemic of Nepal (Corbet 1978; Corbet & Hill 1992; Musser & Carleton 1993).

Localities and specimens examined:

NEPAL:

Myagdi District: Dhorpatan (28°33'N/83°05'E), FMNH 142105 (8950 ft), ZFMK 84.1092—84.1099 (3000 m); **Dhorpatan, Uttar-Ganga Valley**, 2950 m, ZFMK 84.1100, 84.1101, 84.1113—84.1155, 92.138—92.146, 92.152; **Bobang, S Dhorpatan**, 2450 m, ZFMK 84.1102—84.1109; **Thankur, N Dhorpatan**, 3350 m, ZFMK 84.1156—84.1159, 92.147; **Ghustung Khola, trail from Dhorpatan to Tarakot**, 2900 m, ZFMK 84.1110, 84.1111.

Mustang District: Thakkola, Chadziou Khola, 2600 m, ZFMK 84.1069—84.1072, 84.1074—84.1076;

Thakkola, Meristi Khola, 3450 m, ZFMK 84.1073; **Thakkola, Tukche, Thaksang**, 3150 m, ZFMK 84.1077, 84.1078, 84.1081—84.1088, 84.1164—84.1172; **Thakkola, Lake Titi**, 2700 m, ZFMK 84.1079; **Thakkola, Lethe**, 2450—2600 m, ZFMK 84.1080, 92.151; **Thakkola, Purano Marpha**, 3200 m, ZFMK 84.1175; **Kali Gandaki valley, above Marpha**, 3100 m, ZFMK 84.1176.

Parbat District: Gorapani pass, 2850 m, ZFMK 84.1089-84.1091.

Dolpo District: Barbung Khola, Gompa near Tarakot (28°53'N/82°59'E), 3250 m, ZFMK 84.1160—84.1163; **Dolpa, Ringmo/Phoksumdo lake**, 3750 m, ZFMK 84.1112.

Manang District: Marsyandi valley (=Marsiyandi), **Thimang**, 3000 m, ZFMK 84.1173, 84.1174.

Gortha District: Chhyul-Wang Valley, Meme Kharka, 3400 m, ZFMK 84.1177.

District undetermined: Maharigaon (29°21'N/82°23'E), 10,375 ft, FMNH 142106; **Sathar Hill**, FMNH 82938; **Sottidanda**, 12,000 ft, FMNH 82939; "Nepal" (no other data), ZFMK 92.148, 92.149.

Apodemus speciosus

Remarks: *Apodemus speciosus* occurs on the four primary and other smaller islands of Japan (Saitoh et al. 1989; Corbet 1978; Musser & Carleton 1993), and has been restricted to the archipelago from at least Middle Pleistocene and certainly earlier (Kawamura 1989). It occurs together with *A. peninsulae* on the Japanese island of Hokkaidō and is considered by some researchers to be closely related to that species (Bekasova et al. 1980; Saitoh et al. 1989; Xia 1985). *Apodemus speciosus* is morphologically and phylogenetically distant from *A. argenteus*, the only other *Apodemus* endemic to Japan (Saitoh et al. 1989).

Musser & Carleton (1993) and Kawamura (1989) provided references reviewing the taxonomic history of *A. speciosus*. Numerous samples of the species, mostly molars, are available from Middle and Late Pleistocene, as well as Holocene deposits. These have been analyzed in great detail by Kawamura (1989: 57), who also noted that "the temporal morphological changes since the Middle Pleistocene are generally slight in..." *A. speciosus*.

Localities and specimens examined:
JAPAN:

Hokkaidō: Sapporo, Ishiyama (=Ishkiri-yama, 42°58'N/141°20'E), USNM 299426—299428; **Tarumae-san** (=Tarumai-dake, 42°41'N/141°23'E), USNM 299424—299425; **Jozankei** (42°58'N/141°10'E), **SW of Sapporo**, USNM 299429, 299430.

Honshū: Myagi-ken, Onagawa, USNM 290614—290621, 291745—291748; **Myagi-ken, Sendai** (38°16'N/140°52'E), **Ojojihara**, USNM 294422, 294423, 299361—299365, 299390—299394, 299592; **Myagi-ken, Sendai, Fukanuma**, USNM 299367; **Sado Island, 2.5 mi SE Shinmachi**, USNM 300318; **Nagano-ken, Inamachi**, 700 m, AMNH 148556; **Nagano-ken, Karuisawa** (36°21'N/138°38'E), USNM 260877—260881.

Shizuoka-ken, foothills at base of Mount Fuji (35°25'N/138°42'E), AMNH 232455; **Shizuoka-ken, Fuji**, USNM 299401—299410; **Shizuoka-ken, Fuji Yama**, USNM 355904; **Shizuoka-ken: Fuji-san** (=Mount Fuji), **SE slope** (35°22'N/138°44'E), USNM 356066—356070; **Fuji-san, SE slope, North Camp**, USNM 356016—356065; **Kanagawa-ken, Koajiro** (=Koajoro), USNM 123669; **Kanagawa-ken, Miura** (35°08'N/139°37'E), USNM 115306—115309 (Some combination of the names "Koajiro Miura Misaki, Koajiro Misaki Miura, and Koajiro Sagami [prov.]" are on skin tags of these four specimens. They misleadingly appear to have been collected at different localities, with several confusing place names, but Sagami is the gulf, Koajiro is the bay in the gulf, Misaki is the peninsula that juts out into the bay that is in the gulf, and Miura is the town on the peninsula, the actual origin of all four animals.); **Kyōto-ken, Kyōto** (35°02'N/135°45'E), FMNH 44376; **Hyōgo-ken, Sasayama** (35°03'N/135°12'E), FMNH 44375; **Hyōgo-ken, Kōbe** (34°40'N/135°12'E), USNM 148774; **Yamanashi-ken, Yamanaka-ko** (=Lake Yamanaka, 35°25'N/138°52'E), FMNH 47011, 47012, USNM 260882—260887, 266936—266938; **Yamanashi-ken, Fuji**, USNM 299395—299400; **Tōkyō-ken, Tōkyō** (35°40'N/139°45'E), USNM 121270, 121271; **Gifu-ken, Naka-chō** (35°24'N/136°50'E), **Camp Gifu**, USNM 355907—355909; **Yamagata-ken, Gawa Mogami** (=Mogami River), USNM 279403; **Yamagata-ken, Tateoka** (38°29'N/140°23'E), USNM 294424, 294425, 299352—299360, 299366; **Tochigi-ken** (=Totigi or Totiai), **Yumoto** (37°01'N/140°51'E), FMNH 47013, USNM 266941; **Hiroshima-ken, Hiwa-machi, Hiba-gun**, 420 m, ZFMK 58.257.

Shikoku: Shimizu (=Shimidzu, 32°46'N/132°57'E or 32°57'N/132°48'E), AMNH 31637—31643; **Tokushima, Awaikeda**, USNM 299411—299423.

Kyūshū: Amakusa Shimo-shima, Hondo (32°28'N/130°12'E), AMNH 119646, 119647; **Hakata** (this may be Hakata-kō, 33°37'N/130°23'E, or Hakata-nai-kō, 33°36'N/130°24'E; both are described as harbor/basin), USNM 294420, 294421; **Kumamoto-ken**, USNM 299368—299376, **Kumamoto-ken, Owaga** ("=Ozawa"): **Aso-gun**, USNM 399106; **Ōita-ken, Beppu** (33°18'N/131°30'E), USNM 299377—299389; **Nagasaki-ken, Tsushima, Izuhara** (34°128'N/129°17'E), USNM 399107.

Apodemus argenteus

Remarks: This distinctive forest mouse has not been confused with other species of *Apodemus* from the time it was named in 1844 (see Barrett-Hamilton 1900; Corbet 1978; Kawamura 1989; Musser & Carleton 1993). It occurs on Hokkaidō, Honshū, Shikoku, Kyūshu, and other smaller islands in the Japanese archipelago where it has "flourished" since the Middle Pleistocene. "Because even the Middle Pleistocene fossils of *A. argenteus* are hardly different from the living animals, this species possibly arose from its ancestor in the periods earlier than the Middle Pleistocene" (Kawamura 1989: 86).

Localities and specimens examined:
JAPAN:

Hokkaidō: Sapporo, Ishiyama (=Ishikiri-yama, 42°58'N/141°20'E), USNM 299450—299452; **Jōzankei** (42°58'N/141°10'E), **SW of Sapporo**, USNM 299453, 299454.

Honshu: Miyagi-ken, Onagawa (38°26'N/141°27'E), USNM 291744; **Niigata-ken, Akakura**, 1500 ft, FMNH 28948; **Tochigi-ken** (=Totigi-ken=Totiai-ken), **Yumoto** (37°01'N/140°51'E), FMNH 47014, 47015, USNM 266939, 266940; **Nagano-ken, Yatsuga-take Pk, Meiji** (35°58'N/138°22'E for Yatsuga-take), FMNH 28949; **Tōkyō, Asakawa District, Tōkyō** (35°40'N/139°45'E), 200 m, AMNH 148567; **Shizuoka-ken, Fuji**, USNM 299432—299448; **Shizuoka-ken, Fuji-san** (=Mount Fuji), **SE slope** (35°22'N/138°44'E), USNM 356092—356128; **Fuji-san, SE slope, North Camp**, USNM 356071—356078, 356088—356091, 356129; **Fuji-san, SE slope, Jig area**, USNM 356079—356087; **Hyōgo-ken, Kōbe** (34°40'N/135°12'E), AMNH 119645, FMNH 44377, 44378; **Wakayama-ken, Nachi Falls**, 300 m, AMNH 184578; **Yamanashi-ken, Fuji**, USNM 299449, 355905; **Hiroshima-ken, Hiwa-machi, Hiba-gun**, 420 m, ZFMK 58.255.

Kyūshū: Ōita, Beppu (33°18'N/131°30'E), USNM 299431; **Fukuoka, Hiko-san** (=Mount Hiko, 33°29'N/130°56'E), USNM 399108; **Amakusa Shimo-shima, Hondo** (32°28'N/130°12'E), AMNH 119644.

Shikoku: Kōchi-ken, Lu-Chu Islands, Okino-shima (32°43'N/132°32'E), FMNH 48816 (50 ft), 48817 (100 ft), 48818 (300 ft).

European *Apodemus*

European species of *Apodemus* are well represented in the American Museum of Natural History, the Field Museum of Natural History, the National Museum of Natural History, and the Museum Alexander Koenig. Most series consist of *A. sylvaticus, A. flavicollis,* and *A. mystacinus.* We do not list these specimens because the morphologies and geographic distributions of the species have been more fully documented compared with the published records available for the Oriental group (see the references in Niethammer & Krapp 1978a, and Musser & Carleton 1993).

We record here only information about *A. alpicola.* It is not generally known that the American Museum of Natural History houses a large number of specimens, including the holotype (Lawrence 1993: 137), upon which Heinrich (1951) formulated his description of *alpicola*, originally named *alpinus*, or that examples are also held by the Field Museum of Natural History and the Museum Alexander Koenig. These samples are available for study and form a potentially important source of morphometric data that could be used in a thorough systematic revision of *Apodemus*.

Apodemus alpicola

Remarks: In 1951 Gerd Heinrich described what he thought was a distinctive montane population of *Apodemus flavicollis*, calling it *A. f. alpinus*. His sample consisted of 82 specimens (Heinrich 1951: 114) and initially he sent fourteen of these to the American Museum of Natural History; subsequently Heinrich sent the holotype and 26 additional specimens from his personal collection to New York, and six examples to Chicago.

The name *alpinus*, Heinrich (1952: 260) discovered, had already been used for a population of *A. sylvaticus* so he proposed *alpicola* to replace it. That is not all that would change; in 1989, Storch & Lütt compared samples of *alpicola* with those of *A. flavicollis* and *A. sylvaticus* and carefully documented a suite of morphological traits that set *alpicola* apart as a species — not subspecies — from the other two kinds of *Apodemus*. Storch & Lütt also noted that the three species occurred together in the same forest.

Subsequent studies of *A. alpicola* have been undertaken in a biochemical context. To test the assertion of Storch & Lütt (1989), which was derived from study of morphology, Vogel et al. (1991) analyzed allozyme variation at 27 loci in samples of *A. alpicola*, *A. flavicollis*, and *A. sylvaticus*. At one level, their results confirmed the conclusion reached by Storch & Lütt and simply added biochemical traits to the morphological attributes that defined *alpicola* as a distinct species; at another, their determinations of genetic distance revealed *A. alpicola* to be more closely related to *A. sylvaticus* than to *A. flavicollis*.

The specific identity of *alpicola* was also reinforced by Filippucci's (1992) study of allozymic variation at 28—33 loci in samples of *A. agrarius*, *A. flavicollis*, *A. sylvaticus*, *A. alpicola*, *A. microps*, *A. hermonensis*, and *A. mystacinus*. Although Filippucci substantiated the validity of *alpicola* as a species, her analyses of allozyme variation portrayed a different configuration of relationships than that suggested by Vogel et al. (1991). Among the seven species, Filippucci obtained the smallest genetic distances between *A. microps* and *A. alpicola*, and between *A. flavicollis* and *A. hermonensis*, with a lower mean value of genetic distance between these two species-pairs than between any other set of groupings. To Filippucci, such results implied a recent separation of the four species from a common ancestor, a split that "occurred in the last 600,000 years" (p. 213).

The postulated close genetic relationship between *A. alpicola* and *A. microps* invites further inquiry. The species that was known as *microps* is currently called *A. uralensis*; it is found in eastern Europe and Turkey, extends east to the Altai Mountains and northwestern China (Xinjiang), and south into the Caucasus (see references in Musser & Carleton 1993).

Both the geographic range of *A. uralensis* and the scientific names associated with it are in revision, largely a result of biological exploration in the field and of investigators critically studying and reidentifing specimens already in museums and other institutions. Until recently, for example, the range of *A. uralensis* in Eastern Europe was not known to include the Baltic region (Steiner 1978, documented under *microps*), but Zagorodnyuk & Mezhzherin (1992) have recorded it from Estonia, Latvia, northern Lithuania and Belorussia, and the adjacent area of the Russian Federation. Their records are based on original data and specimens previously stored in museum collections.

Another new record for the species was given by Kyselyuk (1993, under *microps*) from the high altitudes of the Carpathian range in extreme southwestern Ukraine.

Finally, Zagorodnyuk (1993) has altered the range of *A. uralensis* and transferred one if its former synonyms to another species. Specimens from the eastern Ukraine, particularly those east of the Dnepr River, that had been historically identified as *charkovensis*, which was considered to be a form of *A. uralensis* (see references in Musser & Carleton 1993: 574), are actually examples of *A. sylvaticus*, according to Zagorodnyuk's reidentifications of museum specimens and freshly collected material. He contends that *charkovensis* is the easternmost subspecies of *A. sylvaticus*, not *A. uralensis*.

A critical survey of North American and European museums will probably uncover additional examples of *A. uralensis*. Such material could be used in revisionary studies of *Apodemus* to more rigorously define the morphological and geographic boundaries of *A. uralensis* and to provide data for testing Filippucci's (1992) sister-group hypothesis between *A. uralensis* and *A. alpicola*.

Localities and specimens examined:
GERMANY:

Bayern: Allgäuer Alpen, Kempten (=Allgäu), **Osterach-Tal**, 1100 m, AMNH 145921 (holotype of *A. flavicollis alpinus*), 163201, 163202, 163204, 181893—181898, 181902—181906, 181966—181969, FMNH 66238—66241, ZFMK 49.20—49.25; **Pfannenhölzer**, 1800 m, AMNH 181899, 181900; **Hinterstein**, 1000 m, AMNH 163203, 181901; **Bayerische Alpen, Berchtesgaden**, 1100—1300, and 1700 m, AMNH 162916, 162917, 162923, 162924, 162927, 162928, 181880—181883; FMNH 63844, 63841 (*A. flavicollis*, AMNH 162914, 162915, 162918—162922, 162925, 162926, was also collected at Berchtesgaden during the same months of 1947).

AUSTRIA:

Steiermark: Admont, Kaiserau, 1000 and 1300 m, AMNH 163329, 181884, 181917—181921, 181928—181931 (*A. flavicollis*, AMNH 181923—181926, was also collected here at the same elevations and during 1950, but on different days); **Kreutenstein**, AMNH 181922.

LIECHTENSTEIN:

Silum, ZFMK 56.1025; **Saminatal**, ZFMK 62.69—62.74.

ITALY:

Piemont: P. N. Gran Paradiso, ZFMK 73.181, 73.183—73.185, 73.197, 73.199, 73.207.

Species-groups or genera?

In addition to *Apodemus*, five other genus-group names have been proposed, based upon morphological traits, for certain species or clusters of species: *Sylvaemus, Nemomys, Alsomys, Petromys,* and *Karstomys. Sylvaemus* (Ognev 1924), as a genus, and *Nemomys* (Thomas 1924), as a subgenus, have the same type-species, *Mus sylvaticus*. Dukelski (1928) erected *Alsomys* as a subgenus of *Mus* with *Mus major* (=*Apodemus peninsulae*) as the type-species. He also recognized Ognev's "*Sylvimus*" as a subgenus of *Mus. Apodemus mystacinus* was used by Martino (see references in Ellerman & Morrison-Scott 1951; Corbet 1978) for *Petromys*, which, because it was preoccupied, was replaced by *Karstomys. Nemomys* is a synonym of *Sylvaemus*, and *Karstomys* has not been generally accepted (Corbet 1978; Niethammer & Krapp 1978, who also cite exceptions that employ the subgenus) because *A. mystacinus*, although a distinctive species, is related to *A. sylvaticus* and its allies (Niethammer & Krapp 1978b).

Eventually Zimmermann (1962) formalized the interspecific classification of *Apodemus* by arguing for the retention of three subgenera: *Apodemus*, containing *A. agrarius*; *Sylvaemus*, comprising *A. mystacinus, A. flavicollis, A. sylvaticus*, and *A. microps* (=*uralensis*); and *Alsomys*, including *A. speciosus, A. latronum, A. peninsulae, A. gurkha, A. draco*, and *A. geisha* (=*argenteus*). This tripartite arrangement, defined by morphology and geography, was accepted by Niethammer & Krapp (1978b: 305) but not by Corbet (1978: 132), Pavlinov & Rossolimo (1987), nor Corbet & Hill (1992: 357), all of whom acknowledged only *Apodemus* and *Sylvaemus* as subgenera.

During the 1980s and early 1990s, several groups presented genic relationships among species of *Apodemus* (European, Israeli, Transcaucasian, and North African samples) by electrophoretically analyzing allozyme variation at particular gene loci and began to test the interspecific relationships among *Apodemus* as indicated by morphology. Several papers are preeminent (others are cited in these reports): Gemmeke (1980; 11 loci in samples of *A. sylvaticus, A. flavicollis, A. mystacinus*, and *A. agrarius*), Iskandar (1984; also reported in Bonhomme et al. 1985, Iskandar & Bonhomme 1984; 24 loci from the same species used by Gemmeke 1980), Gill et al. (1987; 21—24 loci from Yugoslavian samples of *A. sylvaticus, A. flavicollis*, and *A. agrarius*), Britton-Davidian et al. (1990; 20 loci from the same species analyzed by Gemmeke 1980), Filippucci (1992; 28—33 gene loci from samples of *A. agrarius, A. flavicollis, A. sylvaticus, A. alpicola, A. microps, A. hermonensis*, and *A. mystacinus*), Hartl et al. (1992; 30 loci from samples of *A. agrarius, A. sylvaticus, A. flavicollis*, and *A. microps*), and Mezhzherin et al. (1992; 37 gene loci from *A. sylvaticus, A. flavicollis, A. microps, A. falzfeini, A. mystacinus*, and three unnamed samples).

Two insights distilled from the above results are important here. First, the investigations that sampled *A. mystacinus* (Gemmeke 1980; Britton-Davidian et al. 1990; Filippucci 1992; Mezhzherin et al. 1992) concluded the species is allied with members of *Sylvaemus*. Although a large genetic distance separated *A. mystacinus* from other members of *Sylvaemus*, the genic data still did not support the isolated phylogenetic position of *A. mystacinus* implied by its lone inclusion in a subgenus (*Karstomys*). This relationship is best exemplified by Filippucci (1992: 211), who analyzed samples of more species of *Sylvaemus* than any of the other investigators. In her UPGMA dendrogram summarizing genetic relationships, *A. sylvaticus, A. flavicollis, A. hermonensis, A. alpicola*, and *A. microps* form a cluster in which the mean values of genetic distances among them were less than 0.2. *Apodemus mystacinus* was separated from that group by a mean distance of 0.405, and *A. agrarius* by 1.23. The biochemical evidence reinforced the views of other researchers who, while allying *A. mystacinus* with members of *Sylvaemus* based on morphological traits, also pointed out the combination of characters that distinguished it from other members of that subgenus: blueish gray dorsal coat, relatively short and oblique anterior spine on the zygomatic plate, prominent posterior cingulum on second upper molar, two pairs of metacentric autosomal chromosomes (Zimmermann 1962; Soldatović et al. 1969; Niethammer 1978; Bekasova et al. 1980).

Second, all studies containing samples of *A. agrarius* concluded that the genetic relationships among the species reveal two groups. One consisted of *A. agrarius* (subgenus *Apodemus*), the other contained *A. sylvaticus* and all other species sampled (subgenus *Sylvaemus*). Genetic distances among species of *Sylvaemus* corresponded to those expected between both slightly or well- differentiated species, but the very high distance value between the subgenera *Apodemus* and *Sylvaemus* resembled those found among different rodent genera. Some investigators (Iskandar 1984; Bonhomme et al. 1985) asserted that *Apodemus* "did not appear to be more closely related to *Sylvaemus* than to other murids" (Filippucci 1992: 214), and called for a taxonomic revision of the genus as well as the possible elevation of the two subgenera to generic rank, an action already taken by Bonhomme et al. (1985). Britton-Davidian et al. (1991) and Filippucci (1992), however, cautioned that "it would be imperative that biochemical data be collected for species belonging to the third subgenus (*Alsomys*) in order to correctly establish the evolutionary relationships within the *Apodemus* complex" (Britton-Davidian et al. 1991: 32).

Two species of *Alsomys* have already been analyzed. Mezhzherin & Zykov (1991) sampled the genetic variability of 36 presumed loci in five species of *Sylvaemus* (*A. sylvaticus, A. flavicollis, A. microps, A. falzfeini*, and *A ponticus*), in *Apodemus agrarius*, and in two species that Zimmermann (1962) assigned to *Alsomys* (*A. peninsulae*, the type-species of *Alsomys*, and *A. speciosus*). In their results, the two species of *Alsomys* formed a cluster that included *A. agrarius* and was separated from species of *Sylvaemus* by a large genetic distance, a magnitude too great in their view to be expected in one genus. Mezhzherin & Zykov promptly recognized *Sylvaemus* and *Apodemus* (including *Alsomys*) as separate genera.

Hartl et al. (1992) extended their analyses farther than other investigators and derived a different and enlightened perspective of the phylogenetic relationships within *Apodemus*. They included samples of *Mus, Rattus*, arvicolines, and *Cricetus* in their project. According to their rooted dendrogram of genetic distances, species of *Mus* and *Rattus* appeared more closely related to the three species of *Sylvaemus* sampled than was *A. agrarius* (subgenus *Apodemus*). Genetic relationships estimated in the studies cited above were also presented as dendrograms, and, like those researchers, Hartl et al. (p. 368) concluded that "according to the rooted dendrogram . . . *A. agrarius* should be excluded from the other wood mice and given separate genus rank."

But Hartl et al. next reanalyzed their allelic data cladistically and produced a different phylogeny among the species of *Apodemus* and the outgroups (*Mus, Rattus*, voles, *Cricetus*). No such analysis was attempted, or at least reported, by other investigators. In Hartl's et al. reanalysis, *A. agrarius* was shown to have many autapomorphic character states that were ". . . due to fixed alleles rather than to a high extent of polymorphism" (p. 367). The cladogram (p. 368),

> "ignoring variable numbers of autapomorphic character states for the formation of branching patterns, connects *A. agrarius* with the other investigated species of *Apodemus* by some synapomorphic alleles. Moreover, no alleles were found for

> supporting the formation of a cluster of *A. agrarius* and either *Mus* or *Rattus*. Although the cladogram leaves open the possibility for considering *A. agrarius* as a separate genus, it demonstrates clearly that the topology of the rooted tree [the dendrogram] . . . does not indicate a phylogenetically more distinct position of *A. agrarius* from all other *Apodemus* species investigated than either *Mus* or *Rattus*. It is rather the case that the very high number of autapomorphic character states [in *A. agrarius*] is the result of an accelerated rate of enzyme evolution, making numerical (especially rooted) dendrograms inappropriate for inferring the phylogenetic situation."
>
> "As a consequence of unequal rates of allozyme evolution among taxa, use of both numerical and cladistic approaches for the evaluation of phylogenies is emphasized" (Hartl et al. 1992: 363).

To determine if we could identify different monophyletic groups within *Apodemus*, concordant with the biochemical results, we surveyed morphological characters and other data in the literature that had been used to diagnose subgeneric clusters or distinguish species. Our direct survey of specimens covered only selected traits seen in museum skins and skulls, and included only samples of species accessible to us.

Our indirect survey included published comparative studies of the male reproductive tract, but we did not find the results helpful in assessing generic status of various groups of species. Study of the glans penis of Croatian samples of *A. agrarius, A. flavicollis, A. sylvaticus* (indluding *krkensis*), and *A. mystacinus* by Williams et al. (1980), for example, revealed variation among species in absolute size and shape, density of epidermal spines, morphology of such traits as dorsal ridge and urethral process, and presence or absence of various grooves. Each species could be recognized by a unique combination of traits, but no characters supported separation of an *A. agrarius* cluster from a group containing all the other species. Their results identified *A. mystacinus* as the most divergent member of the five taxa examined. Yang & Fang (1988) surveyed phallic morphology in Chinese samples of murines that included species of *Rattus, Niviventer, Mus, Micromys*, and *Apodemus* (*A. agrarius, A. chevrieri, A. peninsulae*, and *A. draco*). They listed traits that characterized each genus and found differences among species within genera, but did not identify characters suggesting their sample of *Apodemus* consisted of more than one genus. They did indicate that *A. agrarius* and *A. chevrieri* had dorsal papilla and urethral lappets that differed slightly in morphology from that seen in the other two species of *Apodemus*.

Our evaluation of data from other selected sets of characters (based upon our survey of specimens) has led us to identify three groups of species, which we briefly discuss below.

***Apodemus* Group:** *A. agrarius, A. chevrieri, A. speciosus, A. peninsulae, A. latronum, A. draco, A. semotus*, and *A. gurkha*.

Some expression of supraorbital ridges (as illustrated by the examples of *A. agrarius, A. peninsulae*, and *A. speciosus* in fig. 3) is the one morphological trait we found that unites all these species; comparable ridges are not present in any of the other species of *Apodemus*. Presence of supraorbital ridges or shelves is likely a derived condition in muroid rodents (Musser & Newcomb 1983). In this group are

Table 5: Occurrence of certain cusps on upper molars (expressed in number of specimens) in AMNH samples of subgenus *Apodemus*, represented by type-species *A. agrarius*, and subgenus *Sylvaemus*, represented by type-species *A. sylvaticus*.

Expression of Cusp[a]	*A. agrarius* (China)	*A. sylvaticus* (England, Ireland, Germany, Italy)
Posterior cingulum on M1		
not present	57	0
tiny-small	58	0
medium-large	19	126[b]
Cusp t3 on M2[c]		
not present	121	0
tiny-small	9	1
medium-large	1	126
Cusp t8 on M3[d]		
not present	18	0
tiny-small	71	20
medium-large	42	105

[a] Explanation of categories: **not present**, cusp either absent or merged with adjacent part of tooth to a degree that we could not detect it; **tiny-small**, detectable as a cingular nubbin to a larger but still inconspicuous mound well below the coronal surface; **medium-large**, a conspicuous element forming a prominent part of the occlusal surface. [b] In 91 specimens, the posterior cingulum was integrated within the ridge between cusps t8 and t9, but identifiable as a cusp in 35 individuals. [c] These results are comparable to those reported in the literature. For example, in a survey of Polish samples, Ruprecht (1978) found cusp t3 on M2 in only 3.9 % of 3228 specimens of *A. agrarius*, but in 99.9 % of 4911 skulls of *A. sylvaticus*. [d] In specimens where cusp t8 is either absent or undetectable because it has coalesced with cusp t5, or tiny-small, the occlusal surface of the molar appears to be formed of two rows of cusps rather than three (fig. 4C, D).

Table 6: Occurrence of cusp t3 on M2 (expressed as number of specimens) in AMNH and USNM samples of four species of *Apodemus* referred to the subgenus *Alsomys*.

Species and Country	Expression of Cusp t3 on M2		
	Not present	Tiny-small	Medium-large
A. peninsulae[a] China, Mongolia, Korea, Russian Federation	0	16	38
A. draco China	4	62	34
A. latronum China	0	5	41
A. speciosus[b] Japan	58	25	22

[a] Type-species of subgenus *Alsomys*. [b] Out of 294 second molars of *A. speciosus* from Pleistocene and Recent samples, Kawamura (1989: 39) found that cusp t3 was "completely absent" from 77, "represented as a cingulum" in 128, "moderately developed" in 82 (these two categories correspond to our "tiny-small"), and "well developed" (our "medium-large") in only 7. His figures for *A. argenteus*, obtained from 266 Pleistocene and Recent second molars, were 6, 31, 172, and 57, respectively, clearly underscoring another difference between the two Japanese endemics.

Table 7: Variation (expressed as number of specimens) in configuration of the lingual root beneath each first upper molar: comparison of samples in AMNH, FMNH, USNM, and ZFMK among selected species.

Species and Country	Form of Root		
	Single	Single but creased by vertical furrow	Double
***APODEMUS* GROUP**			
A. agrarius			
China	0	0	331
A. chevrieri			
China	21	34	566
A. latronum			
China	107	63	34
A. draco			
China, Burma	1158	114	20
A. semotus			
Taiwan	48	16	0
A. gurkha[a]			
Nepal	107	1	1
A. peninsulae			
Mongolia, China, Japan, North Korea, Siberia	159	27	2
A. speciosus[b]			
Japan	109	3	0
***SYLVAEMUS* GROUP**			
A. sylvaticus			
Iceland, Denmark, Italy, Ireland, England, Germany, Austria,Belgium, France, Sweden, Crete, Greece	0	0	327
A. flavicollis			
Germany, Austria, Norway, Sweden	0	0	76
A. alpicola			
Austria, Germany	0	1	51
A. uralensis			
Russian Federation, Georgia, Kazakhstan, Turkey, Turkmenistan	0	5	159
A. mystacinus			
Crete, Greece, Turkey, Iran, Yugoslavia, Georgia, Syria, Lebanon	0	4	74
***ARGENTEUS* GROUP**			
A. argenteus			
Japan	2[c]	0	157[c]

[a] Martens and Niethammer (1972) noted that one of the traits distinguishing *A. gurkha* from the Nepalese *A. sylvaticus* was the three roots anchoring each first molar of the former and the four roots of the latter. [b] Kawamura (1989: 26), after examining "thousands of specimens" of first upper molars of *A. speciosus* from Middle Pleistocene to Recent samples, reported that "three roots are almost always present" (meaning all molars have a single lingual), and found only one tooth in which the lingual root was divided into two elements. [c] These figures include Kawamura's (1989: 72) counts. Out of 128 first upper molars of *A. argenteus* from Middle Pleistocene to Holocene samples, Kawamura (1989: 72) recorded that two had three roots (single lingual) and 126 had four roots (divided lingual; 14 of these also had an additional lingual rootlet).

also the species in which cusp t3 on the second upper molar is either absent from most specimens in any sample (*A. agrarius*, table 5, and *A. chevrieri*), reduced in size (*A. gurkha*, Martens & Niethammer 1972), or occurs at a low frequency (*A. speciosus*, table 6). And all but one of the species in the group has four pairs of mammae rather than three (Martens & Niethammer 1972; Corbet & Hill 1992: 357, also verified by our survey).

Biochemical evidence, interpreted as a dendrogram of genetic distances, supports the unification of *A. agrarius, A. peninsulae*, and *A. speciosus* (Mezhzherin & Zykov (1991), although the data needs to be analyzed cladistically to test the results. Data from analyses of restriction sites in ribosomal DNA suggests that *A. semotus* and *A. agrarius* are closely related, but also indicates that *A. speciosus* or *A. peninsulae*, the only other species of our group that were sampled, is as phylogenetically distant from *A. semotus/A. agrarius* as from *A. sylvaticus/A. flavicollis* (Suzuki et al. 1990).

We include all the species that Zimmermann (1962) had placed in *Alsomys*, an eastern Asian group, and agree with Corbet (1978: 132) who noted that the traits Zimmermann used to define *Alsomys* "do indeed seem valid for the recognition of species but there seem to be no characters sufficiently invariable amongst the eastern group to justify uniting them as a distinct subgenus."

Supraorbital ridges, usually four pairs of mammae, cusp t3 on second upper molar reduced or large, first and second upper molars each with a single root, and third upper molar not reduced in size were Zimmermann's (1962: 201) defining traits for *Alsomys*. None is diagnostic. Zimmermann had included *A. argenteus*, which does not have supraorbital ridges or single lingual molar roots. A reduced or absent cusp t3 on the second upper molar is also diagnostic of subgenus *Apodemus*. An unreduced third upper molar, comparable in size with *A. agrarius*, is also characteristic of species in the subgenus *Sylvaemus*. Most members of *Alsomys* have four pairs of mammae, but *A. latronum* has three; eight mammae are common to *A. agrarius* and six to *A. sylvaticus* and allies. Finally, samples of most species Zimmermann included in *Alsomys* have a single lingual root, but except for our samples of *A. speciosus* and *A. semotus*, we found specimens of all other species that had either two lingual roots or a single root creased by a vertical groove (table 7).

Except for *A. agrarius*, which has a European and Asian geographic range, the species in our *Apodemus* Group are found only in eastern Asia. This pattern had already been noticed by Xia (1984: 98), who studied Chinese *Apodemus* in the context of assessing their relationship to Japanese species, and asserted that *A. draco, A. peninsulae, A. latronum, A. chevrieri*, and *A. agrarius* "all occur in Hengduan Mountains, i.e. the area including western Sichuan, eastern Xizang and Yunnan. I think this area may be one of the places of origin of the present genus." This is an idea that certainly should be pursued by additional study.

***Sylvaemus* Group:** *A. sylvaticus, A. flavicollis, A. uralensis, A. mystacinus, A. fulvipectus, A. hermonensis, A. alpicola, A. arianus, A. hyranicus, A. ponticus, A. rusiges, A. wardi* (these are the species listed by Musser & Carleton 1993; see their discussions of the taxonomic problems associated with some of them — the *arianus-rusiges-wardi* complex, for example).

Table 8: Occurrence of posterior cingulum on M2 (expressed as number of specimens) in AMNH and USNM samples of selected species.

Species and Country	Expression of posterior cingulum on M2		
	Not present	Tiny-small	Medium-large
***APODEMUS* GROUP**			
A. agrarius			
China, North Korea	118	1	0
A. chevrieri			
China	126	37	13
A. latronum			
China	119	13	0
A. draco			
China, Burma	156	11	4
A. peninsulae			
China, North Korea, Mongolia	93	10	0
A. speciosus[a]			
Japan	145	44	39
***SYLVAEMUS* GROUP**			
A. sylvaticus			
England, Italy, Germany	123	3	2
A. flavicollis			
Germany, Austria	47	6	3
A. alpicola			
Germany, Austria	31	1	2
A. uralensis			
Russian Federation, Georgia, Turkmenistan, Kazakhstan	18	0	0
A. mystacinus			
Crete, Turkey, Yugoslavia	1	4	36
***ARGENTEUS* GROUP**			
A. argenteus[b]			
Japan	0	0	234

[a] Data are from Kawamura's (1989: 40) survey of 228 second upper molars from *A. speciosus*; he scored the posterior cingulum as "undeveloped" (our "not present"), "intermediate" (our "tiny-small"), and "developed" (our "medium-large". [b] We consulted Kawamura (1989) again. He had available 234 second upper molars of *A. argenteus* and noted that ". . . the posterior cingulum is always well-developed . . ." and shaped like ". . . an elongated ellipse in occlusal view."

Members of this cluster contrast with all species in the *Apodemus* Group only by absence of supraorbital ridges. The interorbital region, from dorsal perspective, is shaped like an hourglass and its lateral margins are not defined by ridges (illustrated by *A. sylvaticus* and *A. mystacinus* in fig. 3). Genic traits of the few species analyzed indicate a closer relationship among the species in this group than to *A. agrarius* and two others in the *Apodemus* Group (Mezhzherin & Zykov 1991; Hartl et al. 1992, for example). Study of restriction sites in ribosomal DNA among several species of *Apodemus* revealed a close tie between *A. sylvaticus* and *A. flavicollis* and a distant relationship to the other species sampled: *A. semotus, A. agrarius, A. argenteus, A. speciosus*, and *A. peninsulae* (Suzuki et al. 1990).

The *Sylvaemus* cluster can also be characterized by a combination of other morphological traits, but none is restricted to it. We did not survey samples of all species listed above, but those we checked have traits that are found in *A. sylvaticus*: three pairs of mammae, a posterior cingulum on the first upper molar, large cusp t3 on the second upper molar, an unreduced third upper molar with three rows of cusps, and two lingual roots beneath first upper molars (tables 5, 7). Some of these characters are also found in members of the *Apodemus* and *Argenteus* groups. Without surveying more morphological and biochemical traits, and analyzing them within a phylogenetic context, it is difficult to characterize the *Sylvaemus* Group except by saying that it fits nowhere else. Their one uniting characteristic, an interorbit shaped like an hourglass, is likely primitive.

The *Sylvaemus* Group is the only cluster that cannot be diagnosed by a unique trait or set of traits, unless the derived alleles shared by *A. sylvaticus, A. flavicollis*, and *A. microps* (=*uralensis*) (Hartl et al. 1992) prove common to the other species we include in the *Sylvaemus* Group and not shared by any species in the other two groups. The *Apodemus* Group can be defined by at least one derived trait, supraorbital ridges, and all the species with cusp reduction or loss (which are derivations) are members of that cluster. As discussed below, the *Argenteus* Group is also defined by unique characters. In order to test the reality of a *Sylvaemus* Group, broader character survey of more species within the framework of a rigorous phylogenetic analysis is required.

***Argenteus* Group:** *A. argenteus.*

Zimmermann (1962) placed the Japanese *A. argenteus* in the subgenus *Alsomys*, but unlike other species he had included there, *A. argenteus* has an interorbital region shaped like an hourglass (fig. 3) and first upper molars with two lingual roots (table 7). These traits recall *A. sylvaticus*, and the skull of *A. argenteus* superficially resembles that species, a similarity that has impressed other researchers. Barrett-Hamilton (1900: 421) thought *A. argenteus* to be "a local development from a *sylvaticus*-like stock, in which the skull has not altered from that of the type," and Corbet (1978: 136), writing nearly eight decades later, remarked that "of the eastern Asiatic *Apodemus* this species [*A. argenteus*] most closely resembles the western *A. sylvaticus*."

Conformation of the interorbital region in *A. argenteus* and *A. sylvaticus* is primitive (see Musser & Newcomb 1983, and references cited there), the double lingual molar roots shared by both is a derived condition, but this feature also characterizes *A. agrarius*, most examples of *A. chevrieri*, and a few specimens in samples of other species in the *Apodemus* Group. In this context, neither interorbit nor root configuration is informative about possible phylogenetic relationships between *A. argenteus* and the *Sylvaemus* Group.

Apodemus argenteus does have four pairs of mammae (Corbet 1978: 133), a count also shared by most members of Zimmermann's (1962) *Alsomys* as well as *A. agrarius* and *A. chevrieri* (Corbet & Hill 1992: 357). However, eight mammae might represent the ancestral state among muroid rodents (Carleton 1980: 71, and reference he cites), and mammae number may just be a primitive feature shared by the Japanese endemic and the species in our *Apodemus* Group.

The autosomal part of the karyotype of *A. argenteus* is composed of mostly telocentric (=acrocentric) chromosomes and three pairs of small metacentrics (Bekasova et al. 1980; Saitoh et al. 1989). A pattern of mostly telocentric pairs along with a few metacentric pairs was thought to characterize species in the subgenera *Alsomys* (Martens & Niethammer 1972) and *Apodemus* (Vujosevic et al. 1984; Britton-Davidian 1991; see references in those reports) and to exclude them from members of the subgenus *Sylvaemus*, in which most species have only telocentric chromosomes.

Within our *Apodemus* Group, *A. agrarius, A. speciosus*, and *A. gurkha* do have such a chromosomal composition (Gemmeke & Niethammer 1982; table and references in Bekasova et al. 1980), but *A. peninsulae* does not. That species has all telocentric pairs; a variable number of metacentric supernumerary or B-chromosomes are present in some samples, depending upon their geographic origin (Bekasova et al. 1980). Autosomes are all telocentric within *Sylvaemus* except for *A. mystacinus*, which differs from the other species of *Sylvaemus* sampled in that it has two pairs of small metacentric chromosomes in addition to an otherwise telocentric complement (Soldatovic et al. 1969; Niethammer 1978). This distribution of metacentric chromosomes among what was considered three subgenera prompted Bekasova et al. (1980: 40) to remark on the heterogeneity of *Alsomys* and its intermediate position between what they considered the two most chromosomally divergent subgenera, *Apodemus* and *Sylvaemus*. So the occurrence of metacentric autosomes in the karyotype is not unique to species of *Apodemus*, does not correspond meaningfully to a particular cluster of species, and does not seem to be a character useful in detecting close relatives of *A. argenteus*.

Among species of *Apodemus, A. argentatus* is set apart by its zygomatic plate and molar characters. The zygomatic plate is narrow, such that its anterior margin either does not project beyond the dorsal anterior margin of the zygomatic arch or barely does (fig. 3), a configuration also noted by Corbet (1978: 133). The plate projects forward beyond the anterior margin of the zygomatic arch in all other species (see the examples in fig. 3).

Both first and second upper molars of *A. argenteus* have a thick and elongate posterior cingulum that projects anterolabially to touch cusp t9 (fig. 5D; Kawamura 1989: 65) and forms an appreciable portion of the occlusal surface. After only slight wear, the anterior margin of the posterior cingulum coalesces with the posterior margin of cusp t9. The presence of a posterior cingulum on first and second molars is primitive, but its very large size relative to occlusal surface of each tooth and contact with cusp t9 are likely specialized.

The posterior cingulum on the first upper molar in other species of *Apodemus* is either absent, as in some *A. agrarius* (table 5; fig. 4B, D), or much less prominent than the conformation in *A. argenteus*, and constitutes a relatively negligible part of the occlusal surface. Typically, the cusp is similar in size and shape to that seen in

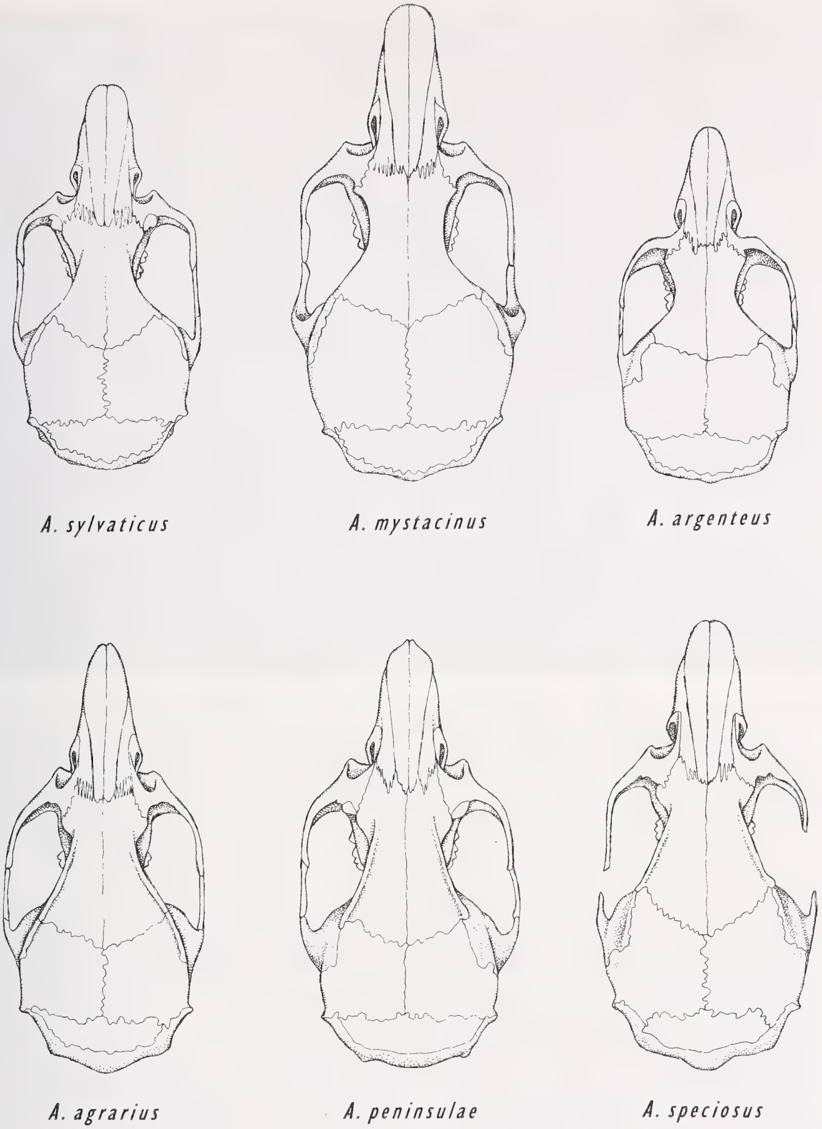

A. sylvaticus
A. mystacinus
A. argenteus
A. agrarius
A. peninsulae
A. speciosus

Fig. 3: Dorsal views of crania illustrating conformation of the interorbital region. Diagrams are based on the following specimens: *A. sylvaticus*, AMNH 181976, Germany; *A. mystacinus*, AMNH 147551, Crete; *A. argenteus*, AMNH 119644, Japan; *A. agrarius*, AMNH 56293, China; *A. peninsulae*, AMNH 85422, China; *A. speciosus*, AMNH 31637, Japan. X3. The shape of the interorbit of *A. sylvaticus* and *A. mystacinus* is also shared by the other species in our *Sylvaemus* Group. An interorbit defined by ridges is common to species in our *Apodemus* Group. Note that *A. argenteus*, the only member of our *Argenteus* Group, lacks supraorbital ridges.

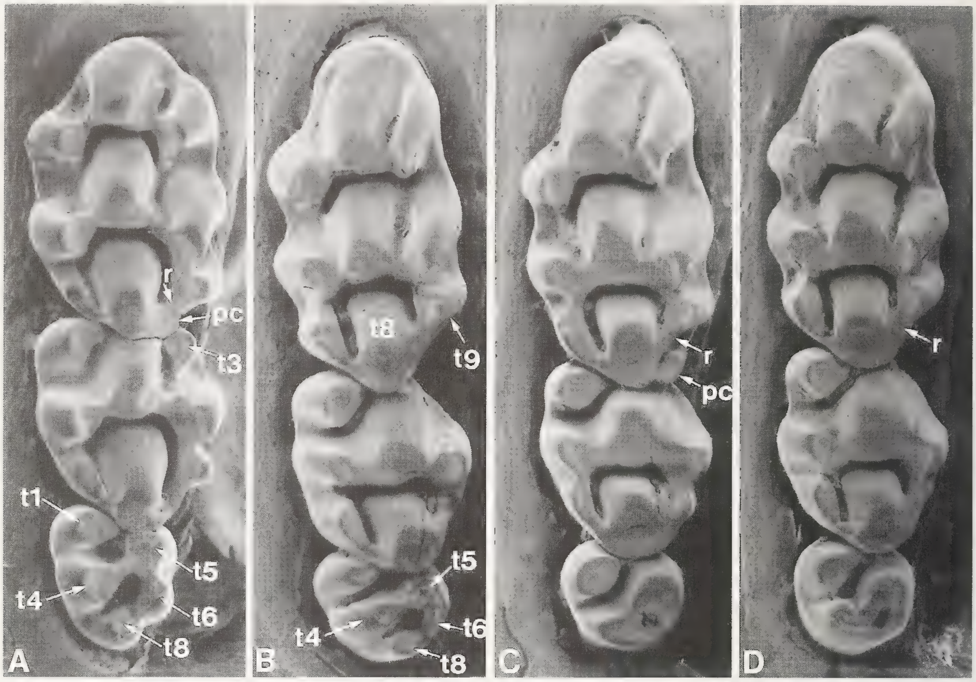


Fig. 4: Occlusal views (scanning electron micrographs) of left upper molar rows. **A,** *Apodemus sylvaticus* (AMNH 70928, England, CLM1-3 = 3.5 mm); **B,** *Apodemus agrarius* (AMNH 56252, China, CLM1-3 = 3.9 mm); **C,** *A. agrarius* (AMNH 56239, China, CLM1-3 = 4.0 mm); **D,** *A. agrarius* (AMNH 56186, China, CLM1-3 = 4.0 mm).

Note that cusp t3 is large and prominent on M2 of *A. sylvaticus*, but not present on most *A. agrarius* (see table 5). Compared with *A. sylvaticus, A. agrarius* has a smaller M3 relative to M1 and M2 that consists of what appears to be only two rows of cusps in most specimens (C and D; also table 5), but three rows (comparable to the three rows and same cusps seen in *A. sylvaticus*) in some (B; also table 5). The first row is formed by cusp t1, the second row by cusps 4, 5, and 6, and the last row by the single cusp t8, as labelled. The molar appears to have only two rows in C and D because one element is the oblong cusp t1 and the second row is formed by fusion of cusps t5, t6, and t8 into a single structure; cusp t8 does not occur on a few specimens in any large sample (table 5).

A posterior cingulum (**pc**) is absent or not detectable on M1 and M2 in most *A. agrarius* (B and D), but present on M1 of a few (C; also see table 5). The ridge (**r**) connecting cusps t8 and t9 is sometimes mistaken for a posterior cingulum. The posterior cingulum in *A. sylvaticus* is attached only to cusp t8 and free of the ridge connecting cusps t8 and t9 in some specimens (similar to the pattern of *A. agrarius* in C), but coalesced with that ridge in other specimens (the configuration shown in A).

A. sylvaticus (fig. 4A), *A. latronum* (fig. 5A), and *A. peninsulae* (fig. 5C). Rarely is the posterior cingulum long enough to contact cusp t9 as in the unusual specimen of *A. draco* (fig. 5B).

The posterior cingulum is usually absent from the second upper molar in most specimens of each sample of nearly all other species of *Apodemus* (table 8; figs. 4, 5). A minority of individuals in any sample will have either a weakly developed or

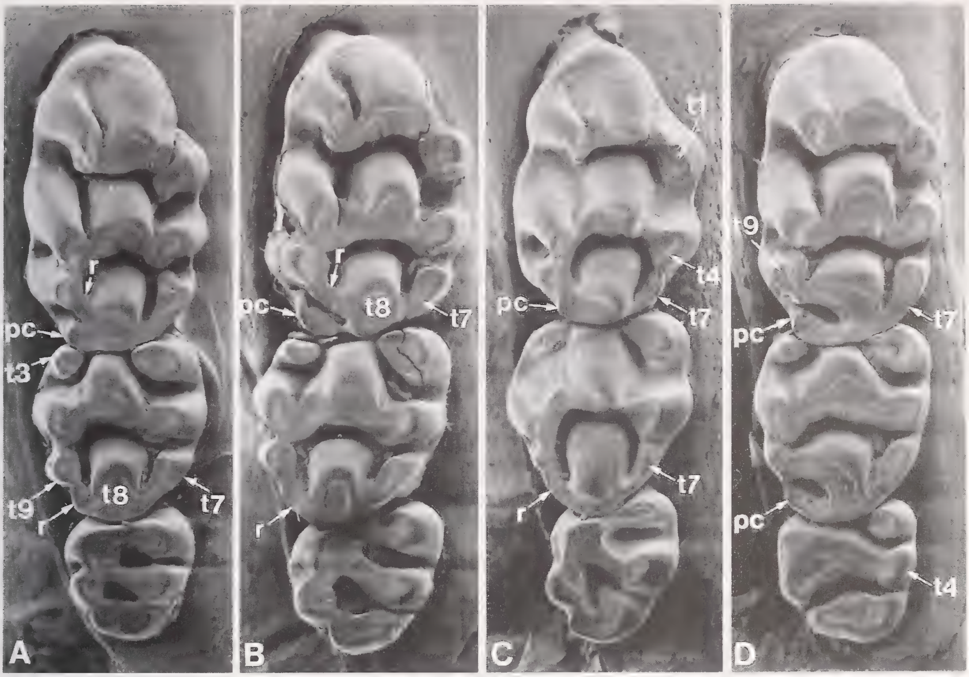


Fig. 5: Occlusal views (scanning electron micrographs) of right upper molar rows. **A**, *Apodemus latronum* (AMNH 43589, China, CLM1-3 = 4.6 mm); **B**, *A. draco* (AMNH 111927, China, CLM1-3 = 3.9 mm); **C**, *A. peninsulae* (AMNH 84294, China, CLM1-3 = 3.9 mm); **D**, *A. argenteus* (AMNH 119645, Japan, CLM1-3 = 3.6).

Note that cusp t3 is large and prominent on each M2 of *A. latronum, A. draco*, and *A. argenteus*, but reduced in size in this example of *A. peninsulae* (see also table 6 and Kawamura 1987).

Cusp t7 is a short narrow ridge off cusp t8 and much smaller than lingual cusps t1 and t4 on the M1 and M2 of *A. peninsulae*, but large and about the same size as cusps t1 and t4 in *A. draco*. The posterior cingulum (**pc**) at the back of each M1 may be mostly merged with the ridge (**r**) connecting cusp t9 and t8 (*A. peninsulae*), larger but partly merged with the ridge (*A. latronum*), or free of the ridge and connected only to cusp t8 (*A. draco*). This range in expression of the posterior cingulum on M1 can be found in each of these three species, although the conformation in B is uncommon. A posterior cingulum is not present, or at least not developed and normally undetectable, at the back of each M2 in most specimens in every sample (see table 8). The ridge connecting cusp t8 with cusp t9 in A-C resembles a posterior cingulum but is not that cusp. In *A. speciosus*, which is related to the species shown in A-C, Kawamura (1978: 36) surveyed 378 Pleistocene and Recent first molars amd found the posterior cingulum "undeveloped" in 32, "intermediate" (resembling A and D) in 185, and "developed" (similar to B) in 161; out of 228 second molars, he noted that the posterior cingulum was "undeveloped" in 145, "intermediate" in 44, and "developed" in 39.

Apodemus argenteus has a very large and elongate posterior cingulum on both M1 and M2 that is connected to cusp t8 and touches cusp t9, merging with that cusp after a little wear. Kawamura (1987) found this pattern to be present in all the first and second molars of *A. argenteus* he surveyed from Pleistocene and Recent samples. The configuration formed by the posterior cingulum on M1 and M2 seen in *A. argenteus* is not found in any other species of *Apodemus*. Note the M3 in *A. argenteus*, in which most cusps have fused to form two primary horizontal rows of cusps that resemble laminae. This laminar-like pattern is enhanced by the absence of cusp t3 from the anterolabial margin of the tooth. Kawamura (1989: 76) examined 127 third upper molars of *A. argenteus* and found cusp t3 missing from all but seven of them.

a large posterior cingulum (table 8); if prominent, the cusp is usually smaller than its counterpart on the first molar. *Apodemus mystacinus* is an exception. All but one of the specimens we examined have a posterior cingulum on each second upper molar (table 8) that, although smaller than its counterpart on the first molar, is a prominent structure; this trait has been used to help characterize the species (Niethammer 1978: 306). However, the posterior cingulum is round or oblong, still small relative to occlusal surface of the molar and does not contact cusp t9 or even come close.

The occlusal surface of each third upper molar in *A. argenteus* consists of a large anterolingual cusp t1 and two nearly horizontal laminae (fig. 5D; Kawamura 1989: 65). The anterior lamina is composed of a small cusp t4 fused to elongated cusps t5 and t6. The posterior lamina represents either one elongate cusp or two smaller ellipsoidal cusps fused together. The cuspidate origins of the laminae are sometimes evident in unworn teeth, but are obscured in the horizontal lophs after only moderate wear. This tendency towards lamination is probably derived. In other species of *Apodemus*, the second and third rows of cusps are usually tilted posterolingually (in occlusal view), and are prominently cuspidate rather than laminar (see examples in figs 4 and 5).

Phylogenetic relationships of *A. argenteus* are obscure. The combination of smooth interorbit, configuration of zygomatic plate in relation to anterior margin of zygomatic arch, two lingual roots anchoring first upper molars, unique upper molar occlusal patterns, four pairs of mammae, and karyotype consisting of mostly telocentric with some metacentric chromosomes make it difficult to place *A. argenteus* into any group of *Apodemus* other than its own.

Biochemical evidence does not illuminate affinities. In a study of genetic relationships between samples of *A. speciosus, A. giliacus* (= *A. peninsulae*), and *A. argenteus*, Saitoh et al. (1989: 1016) noted that the average genetic distance value "between *A. argenteus* and the lineage of *speciosus-giliacus* is comparable to the values observed between different species or closely related genera of many other animals, and therefore . . . *A. argenteus* may be remote to some extent in its affinity from the lineage of *speciosus-giliacus*." Analyses of differentiation of restriction sites in ribosomal DNA among certain species of *Apodemus* indicated only that *A. argenteus* was equally distant from *A. sylvaticus/A. flavicollis, A. semotus/A. agrarius, A. speciosus*, and *A. peninsulae* (Suzuki et al. 1990).

Apodemus argenteus needs to be compared with other species in the genus within a revisionary study that focuses on phylogenetic analyses of morphological and biochemical characters before we can identify its nearest phyletic affinity. Molar occlusal patterns and zygomatic plate conformation, for example, are certainly unique to *A. argenteus*, but their phylogenetic significance in the context of ancestral versus derived conditions and their shared pattern with other species are unresolved. Until analysis of that kind is performed, we are left with the assessment by Kawamura (1989: 85), who after studying numerous teeth and some skull fragments of *A. argenteus* obtained from Middle and Late Pleistocene sediments as well as Holocene and Recent material, suggested that the "species is relatively primitive in dental morphology and possibly near to ancestral forms of the genus *Apodemus*."

Conclusion

The elevation of *Sylvaemus* to generic rank coordinate with *Apodemus* is difficult to justify based upon the biochemical evidence analyzed outside of a methodology that identifies the primitive-derived polarities of alleles. The same misgivings apply to chromosomal and morphological data mustered to date. We continue to view *Apodemus* as a single genus, not because to break it up would be "excessive splitting" (Corbet 1978: 132), but because no careful systematic inquiry is available that identifies character polarities and tests monophyly of the subgenera, or even of *Apodemus* itself, by critical phylogenetic analyses. Furthermore, biochemical and morphological data need to be obtained from more species and analyzed within a wider taxonomic framework of species comparisons, within *Apodemus* as well as among other Murinae. Samples of *A. argenteus*, for example, are usually contrasted only with other Japanese species of *Apodemus*, not with the mainland Asian and European groups. Traits that seem to define some clusters — such as *A. agrarius* and *A. chevrieri*, or those that isolate *A. argenteus* — should be viewed within an analysis inclusive of all the species to determine if their distinctive features are only autapomorphies, traits not as useful in inferring relationships as those based on shared-derived characters. Our rough groupings and review of the characteristics that define them are intended to formulate hypotheses of monophyly to be tested by future careful systematic revisionary effort.

Acknowledgements

Patricia Brunauer retrieved seemingly intractable references from the American Museum library and arranged materials to be received through interlibrary loan. Linda Gordon at the National Museum of Natural History helped retrieve locality information from Japanese specimens. Bruce Patterson and Larry Heaney allowed us access to the collection of *Apodemus* at the Field Museum of Natural History; John Phelps, Julian Kerbis Peterhans, and Bill Stanley provided important services that were important to our study of the Field Museum material. Paula Jenkins loaned us critical samples from the British Museum. Evelyn Foley, Lily McGonigle, and Maureen Ratynski provided entry into the United Nations Research Library and helped locate maps and gazetteers. Jochen Martens helped to put the Nepalese localities in order. Figure 3 was drawn by Patricia Wynne, the scanning electron micrographs were obtained by Peling Melville, and the SEM negatives were printed by Peter Goldberg. Mary Ellen Holden reviewed the manuscript. We are grateful to everyone for their unselfish efforts toward helping us complete the project.

Zusammenfassung

Das in den Naturhistorischen Museen von Bonn, Chicago, New York und Washington vorhandene Material der ostasiatischen Nagetierarten *Apodemus agrarius, A. chevrieri, A. latronum, A. draco, A. semotus, A. gurkha, A. peninsulae, A. speciosus* und *A. argenteus* wird dokumentiert. Für jede Art werden relevante taxonomische und geographische Aspekte erörtert. Darüberhinaus werden die Sammlungsbestände von *A. alpicola* im American Museum of Natural History, im Field Museum und im Museum Alexander Koenig dokumentiert. Biochemische und morphologische Daten, die benutzt wurden, um den generische Rang von *Sylvaemus* zu begründen, werden kritisch evaluiert. Wir kommen zu dem Ergebnis, daß die gegenwärtig im Genus *Apodemus* zusammengefaßten Arten in drei statt wie bisher in zwei Gruppen aufgeteilt werden können, die wie folgt definiert werden: *Apodemus*-Gruppe (*A. agrarius, A. chevrieri, A. speciosus, A. peninsulae, A. latronum, A. draco, A. semotus, A. gurkha*); *Sylvaemus*-Gruppe (*A. sylvaticus, A. flavicollis, A. uralensis, A. mystacinus,*

A. fulvipectus, A. hermonensis, A. alpicola, A. arianus, A. hyranicus, A. ponticus, A. rusiges, A. wardi); und *Argenteus*-Gruppe (*A. argenteus*). Wir sind weiterhin der Ansicht, daß für alle Arten sorgfältige systematische Revisionen unter Berücksichtigung biochemischer und morphologischer Daten mit klar determinierten Polaritäten erforderlich sind, bevor die alternativen Hypothesen, ob *Apodemus* monophyletisch oder polyphyletisch ist, getestet werden können.

References

Allen, G. M. (1940): The mammals of China and Mongolia. — Natural history of Central Asia, vol 11, pt 2, American Museum of Natural History, New York, pp. 621—1350.

Andrews, R. C. (1932): The new conquest of Central Asia. A narrative of the explorations of the Central Asiatic Expeditions in Mongolia and China, 1921—1930. — Natural history of Central Asia, vol 1, American Museum of Natural History, New York.

Andrews, R. C. & Y. B. Andrews (1918): Camps and trails in China. — D. Appleton and Company, New York.

Anthony, H. E. (1939): Unpublished field journal of the Vernay-Cutting Burma expedition, vols. 1 and 2. — American Museum of Natural History, Department of Mammalogy Archives.

Anthony, H. E. (1941): Mammals collected by the Vernay-Cutting Burma Expedition. — Zool. Ser., Field Mus. Nat. Hist. 27: 37—123.

Barrett-Hamilton, G. E. H. (1900): On geographical and individual variation in *Mus sylvaticus* and its allies. — Proc. zool. Soc. Lond. 1900: 387—428.

Bekasova, T. S., N. N. Vorontsov, K. V. Korobitsyna & V. P. Korablev (1980): B-chromosomes and comparative karyology of the mice of the genus *Apodemus.* — Genetica 52/53: 33—43.

Britton-Davidian, J., M. Vahdati, F. Benmehdi, P. Gros, V. Nancé, H. Croset, S. Guerassimov & C. Triantaphyllidis (1991): Genetic differentiation in four species of *Apodemus* from southern Europe: *A. sylvaticus, A. flavicollis, A, agrarius* and *A. mystacinus* (Muridae, Rodentia). — Z. Säugetierk. 56: 25—33.

Carleton, M. D. (1980): Phylogenetic relationships in Neotomine-Peromyscine rodents (Muroidea) and a reappraisal of the dichotomy within New World Cricetinae. — Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan 157: 146 pp.

Corbet, G. B. (1978): The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review. — British Museum (Natural History), London.

Corbet, G. B. & J. E. Hill (1992): The mammals of the Indomalayan region: a systematic review. — Natural History Museum Publications, Oxford University Press, Oxford.

Dukelski, N. M. (1928): Zwei neue Nagetiere aus dem Ussuri-Gebiet (Südost-Sibirien). — Zool. Anz. 77: 39—45.

Ellerman, J. R. (1941): The families and genera of living rodents. Vol. II. Family Muridae. — British Museum (Natural History), London.

Ellerman, J. R. (1949): The families and genera of living rodents. Vol. III, Part 1. — British Museum (Natural History), London.

Ellerman, J. R. (1961): Rodentia. — Volume 3, part 3, pp. 483—884, in The fauna of India including Pakistan, Burma and Ceylon. Mammalia. Second ed. Manager of Pulications, Zoological Survey of India, Calcutta.

Ellerman, J. R. & T. C. S. Morrison-Scott (1951): Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. — British Museum (Natural History), London.

Feng, Z-j., C-l. Zheng & J-y. Wu (1983): A new subspecies of *Apodemus peninsulae* from Zinghai-Xizang (Tibet) Plateau, China. — Acta Zootaxon. Sin. 8: 108—112.

Feng, Z-j., G-q. Cai & C-l. Zheng (1986): The mammals of Xizang. — The comprehensive scientific expedition to the Qinghai-Xizang Plateau. Science Press, Academia Sinica, Beijing, 423 pp.

Filippucci, M. G. (1992): Allozyme variation and divergence among European, Middle Eastern, and North African species of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae). — Isr. J. Zool. 38: 193—218.

Geelan, P. J. M. & H. A. G. Lewis (cons. eds.) (1992): The Times Atlas of the World, 9th Comprehensive Edition. — Random House, New York.

Geelan, P. J. M. & D. C. Twitchett (eds.) (1974): The Times Atlas of China. — Times Books, London.

Gemmeke, H. (1980): Proteinvariation und Taxonomie in der Gattung *Apodemus* (Mammalia, Rodentia). — Z. Säugetierk. 45: 348—365.

Gemmeke, H. & J. Niethammer (1982): Zur Charakterisierung der Waldmäuse (*Apodemus*) Nepals. — Z. Säugetierk. 47: 33—38.

Gill, A., B. Petrov, S. Zivkovic & D. Rimsa (1987): Biochemical comparisons in Yugoslavian rodents of the families Arvicolidae and Muridae. — Z. Säugetierk. 52: 247—256.

Granger, W. (1932): A reconnaissance in Yunnan, 1926—1927. — pp. 529—541 in, R. C. Andrews, Leader: The new conquest of Central Asia. Natural History of Central Asia, vol. I. American Museum of Natural History, New York.

Hartl, G. B., F. Suchentrunk, R. Willing, J. Markowski & H. Ansorge (1992): Inconsistency of biochemical evolutionary rates affecting allozyme divergence within the genus *Apodemus* (Muridae: Mammalia). — Biochem. Syst. and Ecol. 20: 363—372.

Heinrich, G. (1951): Die deutschen Waldmäuse. — Zool. Jb. Syst. Ökol. Geogr. 80: 99—122.

Heinrich, G. (1952): *Apodemus flavicollis alpicola*, N. N. — J. Mammal. 33: 260.

Hollister, N. (1913): Two new mammals from the Siberian Altai. — Smith. Misc. Coll. 60: 1—3.

Iskandar, D. T. (1984): Evolution génétique de la superfamille des muroidés révélée par electrophorèse séquentielle. — Thèse de Doct. Spécialité. Université Montpellier: Montpellier.

Jones, J. K., Jr. (1956): Comments on the taxonomic status of *Apodemus peninsulae*, with description of a new subspecies from North China. — Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. 9: 337—346.

Jones, J. K., Jr. & D. H. Johnson (1965): Synopsis of the lagomorphs and rodents of Korea. — Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. 16: 357—407.

Kang, Y. S. & H. S. Koh (1976): Karyotype studies on three species of the family Muridae. — Korean J. Zool. 19: 101—112.

Kawamura, Y. (1989): Quaternary rodent faunas in the Japanese islands (Part 2). — Mem. Fac. Sci., Kyoto Univ., Ser. Geol. & Min., 54 (1—2): 235 pp.

Koh, H. S. (1982): G- and C-banding pattern analyses of Korean rodents. I. Chromosome banding patterns of striped field mice (*Apodemus agrarius coreae*) and black rats (*R. rattus rufescens*). — Korean J. Zool. 25: 81—92.

Koh, H. S. (1983): A study on age variation and secondary sexual dimorphism in morphometric characters of Korean rodents: I. An analysis on striped field mice, *Apodemus agrarius coreae* Thomas, from Cheongju. — Korean J. Zool. 26: 125—134.

Koh, H. S. (1988): Systematic studies of Korean rodents: IV. Morphometric and chromosomal analyses of two species of the genus *Apodemus* (Muridae). — Korean J. Syst. Zool. 4: 103—120.

Koh, H. S. (1991): Morphometric analyses with eight subspecies of striped field mice, *Apodemus agrarius* Pallas (Rodentia, Mammalia), in Asia: the taxonomic status of subspecies *chejuensis* at Cheju island in Korea. — Korean J. Syst. Zool. 7: 179—188.

Kyselyuk, A. I. (1993): *Sylvaemus microps* (Rodentia, Muridae) in the East Carpathians. — Vestn. zool. 4: 41—47.

Liu, C.-s., W-n. Wu, S-k. Guo & J-h. Meng (1991): A study of the subspecies classification of *Apodemus agrarius* in eastern continental China. — Acta Theriol. Sin. 11: 294—299.

Lawrence, M. A. (1982): Western Chinese Arvicolines (Rodentia) collected by the Sage Expedition. — Am. Mus. Novit. 2745: 19 pp.

Lawrence, M. A. (1993): Catalog of Recent mammal types in the American Museum of Natural History. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 217: 200 pp.

Lu, C-k., Wang, T-y., Qyan, G-q., Gin, S-k., Ma, T-h. & Yang, T-h. (1965): On the mammals from the Lin-Tsang Area, West Yunnan. — Acta Zootaxon. Sin. 2: 279—295.

Ma, Y, Wang, F.-g., Jin, S.-k. & Li, S.-h. (1987): Glires (rodents and lagomorphs) of Northern Xinjiang and their zoogeographical distribution. — Science Press, Academia Sinica, Beijing, 274 pp.

Martens, J. & J. Niethammer (1972): Die Waldmäuse (*Apodemus*) Nepals. — Z. Säugetierk. 37: 144—154.

Mezhzherin, S. V. & A. E. Zykov (1991): Genetic divergence and allozyme variability in mice of genus *Apodemus* s. lato (Muridae, Rodentia). — Cytology and Genetics 25: 51—59.

Mezhzherin, S. V., G. G. Boyeskorov & N. N. Vorontsov (1992): Genetic relations between European and Transcaucasian mice of the genus *Apodemus* Kaup. — Genetica 28: 111—121.

Miller, G. S., Jr. (1914): Two new murine rodents from eastern Asia. — Proc. Biol. Soc. Washington 27: 89—92.

Milne-Edwards, A. (1872): Memoire sur la faune mammalogique du Tibet oriental. — Pp. 231—304, in Recherches pour servir à l'histoire des mammifères. Paris: Masson.

Musser, G. G. & M. D. Carleton (1993): Family Muridae, pp. 501-755. -- In: D. E. Wilson & D. M. Reeder (eds.): Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference, second edition. Smithsonian Institution Press, Washington and London.

Musser, G. G. & C. Newcomb (1983): Malaysian murids and the giant rat of Sumatra. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 174: 327—598.

National Geographic Society (1945): China. — map supplement, Natl. Geographic 87(6).

National Geographic Society (1960): Japan and Korea. — map supplement, Natl. Geographic 118(6).

National Geographic Society (1991): China. — map supplement, Natl. Geographic 180(1).

National Geographic Society (1993): Russia and the Newly Independent Nations of the Former Soviet Union. — map supplement, Natl. Geographic 183(3).

Niethammer, J. (1987): *Apodemus mystacinus* (Danford und Alston, 1877) — Felsenmaus. — pp. 306—324 in: J. Niethammer & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas. Rodentia I, Band 1. Wiesbaden, Akademische Verlagsgesellschaft.

Niethammer, J. & F. Krapp, eds. (1978a): Handbuch der Säugetiere Europas. Rodentia I. Band 1. — Wiesbaden, Akademische Verlagsgesellschaft.

Niethammer, J. & F. Krapp (1978b): Gattung *Apodemus* Kaup, 1829. — p. 305 in: J. Niethammer & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas. Rodentia I, Band 1. Wiesbaden, Akademische Verlagsgesellschaft.

Ognev, S. I. (1924): In: S. I. Ognev and K. A. Vorob'ev: Fauna nazemnykh pozvonochnykh Voronezhskoi gubernii (The fauna of the terrestrial vertebrats of Voronesh). — Moscow.

Osgood, W. H. (1932): Mammals of the Kelley-Roosevelts and Delacour Asiatic Expeditions. — Publ. 312, Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser. 18(10): 193—339.

Pavlinov, I. Ya. & O. L. Rossolimo (1987): Sistematika mlekopitayushchikh SSSR. [Systematics of the mammals of the USSR.]. — Moscow Univ. Press, 282 pp.

Pen, H-s., Y-t. Kao, C-k. Lu, Z-c. Feng & C-h. Chen (1962): Report on mammals from southwestern Szechwan and northwestern Yunnan. — Acta Zool. Sinica 14 (Suppl.): 105—132.

Pope, C. H. (1932): Collecting in northern and central China. — pp. 470—480 in: R. C. Andrews, Leader: The new conquest of Central Asia. Natural History of Central Asia, vol. I. American Museum of Natural History, New York.

Ruprecht, A. L. (1978): Taxonomic value of t3 mesio-labial cone in M2 of *Apodemus* Kaup, 1829. — Acta Theriol. 23: 31—38.

Saitoh, M., N. Matsuoka & Y. Obara (1989): Biochemical systematics of three species of the Japanese long-tailed field mice; *Apodemus speciosus, A. giliacus* and *A. argenteus.* — Zool. Sci. 6: 1005—1018.

Sheldon, W. G. (1975): The wilderness home of the giant panda. — University of Massachusetts, Amherst.

Soldatovic, B., B. Djulic, I. Savic & D. Rimsa (1969): Chromosomes of two species of the genus *Apodemus* (*A. agrarius* and *A. mystacinus* — Mammalia, Rodentia) from Yugoslavia. — Arhiv Biol. Nauka 21: 27—32.

Steiner, M. (1978): *Apodemus microps* Kratochvíl und Rosicky, 1952 — Zwergwaldmaus. — pp. 359—367 in: J. Niethammer & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

Stevens, H. (1930): The mountains about Tatsienlu. — Geograph. J. 75: 345—356.

Storch, G. & O. Lütt (1989): Artstatus der Alpenwaldmaus, *Apodemus alpicola* Heinrich, 1952. — Z. Säugetierk. 54: 337—346.

Sun, X. (1989): Atlas of the People's Republic of China. — Foreign Language Press and China Cartographic Publishing House, Beijing.

Suzuki, H., K. Tsuchiya, M. Sakaizumi, S. Wakana, O. Gotoh, N. Saitou, K. Moriwaki & S. Sakurai (1990): Differentiation of restriction sites in ribosomal DNA in the genus *Apodemus*. — Biochem. Genetics 28: 137—149.

Swinhoe, R. (1870): Catalogue of the mammals of China (south of the River Yangtsze) and of the Island of Formosa. — Proc. zool. Soc. Lond. 1870: 615—653.

Thomas, O. (1907): The Duke of Bedford's zoological explorations in eastern Asia. IV. A list of small mammals from the islands of Saghalien and Hokkaido. — Proc. zool. Soc. Lond. 1907: 404—414.

Thomas, O. (1908): New Asiatic *Apodemus, Evotomys* and *Lepus*. — Ann. Mag. nat. Hist. 1: 447—450.

Thomas, O. (1911): Mammals collected in the provinces of Szechwan and Yunnan, W. China, by Mr. Malcolm Anderson, for the Duke of Bedford's exploration of Eastern Asia. — Abstracts Proc. zool. Soc. Lond. 100: 48—50.

Thomas, O. (1912): The Duke of Bedford's zoological exploration of Eastern Asia. — XV. On Mammals from the provinces of Szechwan and Yunnan, Western China. — Proc. zool. Soc. Lond. 1912: 127—141.

Thomas, O. (1922): On mammals from the Yunnan Highlands collected by Mr. George Forrest and presented to the British Museum by Col. Stephenson R. Clarke, D. S. O. — Ann. Mag. Nat. Hist. 10: 391—406.

Thomas, O. (1924): Scientific results from the mammal survey No. XLIV. On a new field-mouse from Nepal, with a note on the classification of the genus *Apodemus*. — J. Bombay Nat. Hist. Soc. 29: 888—889.

Traylor, M. A., Jr. (1967): A collection of birds from Szechwan. — Fieldiana: Zool. 53(1): 1—67.

United States Board on Geographic Names (1952): Gazetteer of India, vol. 1. — Office of Geography, Department of Interior, Washington, D. C.

United States Board on Geographic Names (1955): Gazetteer no. 12, Japan. — Office of Geography, Department of Interior, Washington, D. C.

United States Board on Geographic Names (1963): Gazetteer no. 75, North Korea. — Office of Geography, Department of the Interior, Washington, D. C.

United States Board on Geographic Names (1965): Gazetteer no. 95, South Korea. — Office of Geography, Department of the Interior, Washington, D. C.

United States Board on Geographic Names (1966): Gazetteer no. 96, Burma. — Office of Geography, Department of the Interior, Washington, D. C.

United States Board on Geographic Names (1990): Gazetteer of the People's Republic of China, 2nd ed., 3 vols. — Defense Mapping Agency, Washington, D. C.

[United States] War Office (1926): China. — Geographical Section, General Staff, no. 2957, sheet 34. [Washington, D. C.]

Vogel, P., T. Maddalena, A. Mabille & G. Paquet (1991): Confirmation biochimique du statut spécifique du mulot alpestre *Apodemus alpicola* Heinrich, 1952 (Mammalia, Rodentia). — Bull. Soc. vaud. Sc. Nat. 80: 471—481.

Vorontsov, N. N., T. S. Bekasova, B. Král, K. V. Korobitsina & E. Yu. Ivanitskaya (1977): On specific status of Asian wood mice of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae) from Siberia and the Far East. — Zool. Zhurnal 56: 437—449.

Vujosevic, M., D. Rimsa & S. Zivkovic (1984): Patterns of G- and C-bands distribution on chromosomes of three *Apodemus* species. — Z. Säugetierk. 49: 234—238.

Wang, S. (1964): New species and subspecies of mammals from Sinkiang, China. — Acta Zootaxon. Sin. 1: 6—15.

Wang, Y. (1985): Subspecific classification and distribution of *Apodemus agrarius* in Sichuan, China. — pp. 86—89 in: Kawamichi, T. (ed.): Contemporary mammalogy in China and Japan. Mammalogical Society of Japan.

Wang, J., X. Zhao, X. Wang, & J. Tian (1993): Studies of chromosome of striped field mouse *Apodemus agrarius pallidior* (Rodentia). — Acta Theriol. Sin. 13: 283—287.

Williams, S. L., J. C. Hafner & P. G. Dolan (1980): Glans penes and bacula of five species of *Apodemus* (Rodentia: Muridae) from Croatia, Yugoslavia. — Mammalia 44: 245—258.

Xia, W. (1984): A study on Chinese *Apodemus* with a discussion of its relations to Japanese species. — Acta Theriol. Sin. 4: 93—98.

Xia, W. (1985): A study on Chinese *Apodemus* and its relation to Japanese species. — pp. 76-79 in: Kawamichi, T. (ed.): Contemporary mammalogy in China and Japan. Mammalogical Society of Japan.

Yang, A. & L. Fang (1988): Phallic morphology of 13 species of the family Muridae from China, with comments on its taxonomic significance. — Acta Theriol. Sin. 8: 275—287.

Yu, H.-T. (1994): Distribution and abundance of small mammals along a subtropical elevational gradient in central Taiwan. — J. Zool., Lond. 234: 577—600.

Zagorodnyuk, I. V. (1993): Identification of East European forms of *Sylvaemus sylvaticus* and their geographic occurrence. — Vest. zool. 6: 37—47.

Zagorodnyuk, I. V. & S. Mezhzherin (1992): Diagnostics and distributions of *Terricola* and *Sylvaemus* in Baltic Region. — pp. 70—80 in: Kirk, A., A. Miljutin & T. Randveer (eds.): Proceedings of the First Baltic Theriological Conference. Tartu Ülikooli Toimetised, Acta et Commentationes Universitatis Tartuensis.

Zhao, X-f. & H-q. Lu (1986): Comparative observations of several biochemical indexes of *Apodemus agrarius pallidior* and *Apodemus agrarius ninpoensis* of the striped backed field mice. — Acta Theriol. Sin. 6: 57—62.

Zimmermann, K. (1962): Die Untergattungen der Gattung *Apodemus* Kaup. -- Bonn. zool. Beitr. 13: 198—208.

Zimmermann, K. (1964): Zur Säugetierfauna Chinas: Ergebnisse der Chinesisch-Deutschen Sammelreise durch Nord- und Nordost-China 1956, No 15. — Mitt. Zool. Mus. Berlin 40: 87—140.

Dr. Guy G. Musser and Eric M. Brothers, Department of Mammalogy, American Museum of Natural History, Central Park West at 79th Street, New York, N. Y., 10024, U.S.A. — Dr. Michael D. Carleton, Division of Mammals, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D. C., 20560, U.S.A. — Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 162, D-53113 Bonn, Germany.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1–4	S. 191–202	Bonn, Juni 1996

Evolutionary classification of European wood mice of the subgenus *Sylvaemus* based on allozyme and chromosome data

Victor N. Orlov, Nina Sh. Bulatova,
Rena S. Nadjafova & Alexander I. Kozlovsky

Abstract. A review is given of the European species in the subgenus *Sylvaemus* of genus *Apodemus*. Based on biochemical markers (protein electrophoresis) and, in particular, karyotypic differences of banding patterns, up to eight taxa of presumable species or semispecies rank can be distinguished now in Europe, including the Caucasus. They form four superspecies. In western Europe two superspecies, *A. flavicollis* and *A. sylvaticus*, occur sympatrically, in central Europe a third one, *A. uralensis*, and in eastern Europe a fourth one, *A. fulvipectus*. Thus, species diversity of wood mice is increasing eastward.

Key words. Systematics, superspecies, semispecies, chromosome banding analysis, Europe, Caucasus, wood mice, *Apodemus*, *Sylvaemus*.

Introduction

The systematics of wood mice (*Apodemus*) of the subgenus *Sylvaemus* has remained in the focus of scientific interest of Jochen Niethammer for a long time. Particularly, he inspired genetic studies of the most common Eurasian species, *Apodemus sylvaticus* (Martens & Niethammer 1972; Gemmeke & Niethammer 1982; Gemmeke 1980, 1981, 1983).

Until recently three species were assigned to the subgenus *Sylvaemus* in Europe: *A. sylvaticus* (Linnaeus, 1758), *A. flavicollis* (Melchior, 1834) and *A. microps* Kratochvil & Rosicky, 1952 (Niethammer & Krapp 1978). Species such as *A. sylvaticus* and *A. flavicollis* are polytypic but easily separated in some regions, mainly in northern Europe, while identification may be difficult in other regions, particularly in southern and eastern Europe. One of the many "subspecies", *A. flavicollis alpicola* (Heinrich, 1952), has recently been elevated to species rank due to morphological peculiarities and sympatry with *A. flavicollis* and *A. sylvaticus* (Storch & Lütt 1989).

Together with electrophoretic studies, the first data on the striking karyological differentiation of the subgenus *Sylvaemus* were gathered in Germany (Engel et al. 1973), and later in Austria (Gamperl et al. 1982), Azerbaijan (Nadjafova 1989; Kozlovsky et al. 1990; Bulatova et al. 1991) and Bulgaria (Nadjafova et al. 1993).

Half a century ago, the morphological variability of mice of the subgenus *Sylvaemus* in the Caucasus was interpreted as representing a complete series of intermediate forms resulting from natural hybridization between *A. sylvaticus* and *A. flavicollis* (Heptner 1940). This hypothesis appeared to be supported by laboratory crosses of "*A. sylvaticus*" and "*A. flavicollis*" from the Caucasus (Larina 1961). However, the first electrophoretic studies showed that four valid sympatric species are found in this region. They differ genetically and are obviously reproductively isolated in nature. According to the electrophoretic differences and correlated morphological features they were classified as "form 1", "form 2 of Talysh", "form 3-1" and "form 3-2 of Dzegam" by Vorontsov et al. (1989). At the same time they were classified as "*A. microps*", "*Apodemus* sp. 2", "*Apodemus* sp. 1" and "*A. sylvaticus* 1 — *A. sylvaticus* 2", respectively, by Nadjafova (1989) in the course of a taxonomic study of wood mice of Azerbaijan based on allozymic differences established by O. P. Likhnova.

A recent systematic revision of wood mice of the Caucasus (Vorontsov et al. 1992) on the basis of electrophoretic studies of *Sylvaemus* in the Caucasus and Ukraine (Mezhzherin & Zagorodnyuk 1989; Mezhzherin 1990; Mezhzherin & Zykov 1991; Mezhzherin et al. 1992) clearly demonstrated the need of a systematic revision of the entire subgenus *Sylvaemus*, including chromosome analyses.

We hold that a reliable species definition as to size, coat colour and cranial characters will only be possible on the basis of multivariate analyses (Lavrenchenko & Likhnova 1995). Morphological diagnoses of some species of *Sylvaemus* recently published by Vorontsov et al. (1992) and Zagorodnyuk (1993) must therefore be considered as preliminary. In this review we limit ourselves to allozyme and particularly to chromosome diagnoses.

Systematics of the wood mice of the subgenus *Sylvaemus*

Superspecies *Apodemus flavicollis*

Two species recognized in this group replace each other geographically and are similar in allozymes and morphology (large size, great chest spot, etc.), but differ in chromosome structure. Perhaps *A. alpicola* should be included in this group; unfortunately we have no sufficient information on this taxon.

1. ***Apodemus (S.) flavicollis*** (Melchior, 1834) — Yellow necked wood mouse.

Type locality: Denmark, Seeland Is.

Diagnosis: Centromeric heterochromatin is uniformly distributed between all 23 pairs of autosomes. Additional heterochromatic regions in the X-chromosome, including increased pericentromeric block and interstitial C-banding. NORs, or nucleolar-organizing regions, are exclusively of telomeric location in each or only one homologue of 9 pairs. Intra- or interpopulation polymorphism is due to variation in a few B-chromosomes (1 to 3), usually entirely heterochromatic (Fig. 1-1).

Differs in 2 to 12 loci from *sylvaticus*-like and *microps*-like wood mice in W, C and E Europe (Engel et al. 1973; Csaikl et al. 1980; Gemmeke 1980, 1981, 1983) and from *A. alpicola* (Vogel et al. 1991). 9 and 2 diagnostic loci were found between *A. flavicollis* and *A. ponticus* Sviridenko, 1936 from Ukraine and Georgia and C Russia and Daghestan, respectively (Mezhzherin et al. 1992; Lavrenchenko & Likhnova 1995).

Morphologically this species is well distinguished from small *Apodemus* specimens of northern Europe and less well from larger *sylvaticus*-like mice of

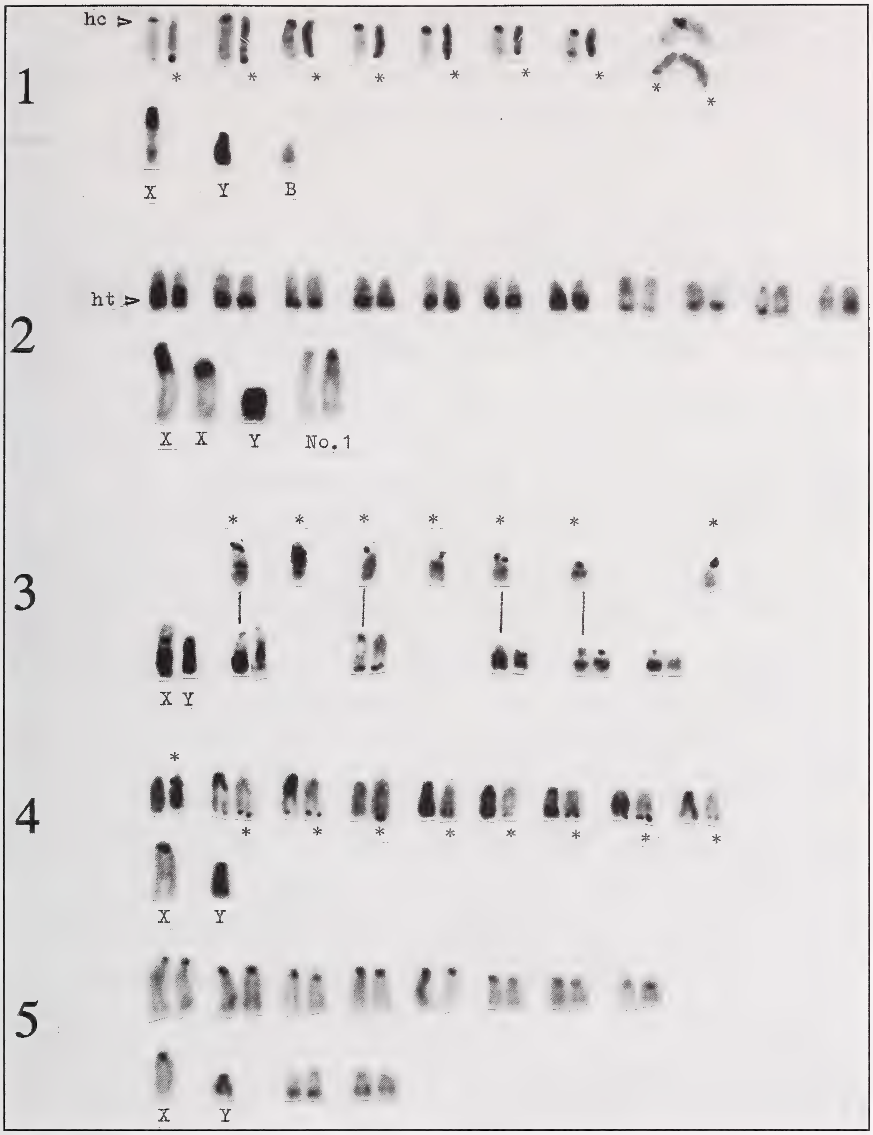


Fig. 1: Species-specific chromosome markers in the subgenus *Sylvaemus*: 1 *A. flavicollis* (Tver, NW Russia); 2 *A. vohlynensis* (Brjansk, C Russia); 3 *A. fulvipectus* (Khunsah, E Daghestan); 4 *A. mosquensis* (Samara, E Russia); 5 *A. ciscaucasicus* (Nalchik, N Caucasus). Chromosomes with NOR and/or heterochromatic markers were cut out from all acrocentric karyotypes. hc = centromeric heterochromatin, ht = telomeric heterochromatin. NORs are marked by an asterix.

southern Europe. Here the morphological diagnosis requires support by karyological or electrophoretical data. For instance, among karyologically tested specimens of *A. flavicollis* from Bulgaria we found a specimen without a yellow chest spot (Nadjafova et al. 1993), as also reported by Britton-Davidian et al. (1991).

Distribution: Specimens tested by C- or NOR chromosome banding were reported from Germany, vicinity of Freiburg (Engel et al. 1973), Ulm (Hirning et al. 1989), Halle/Saale (our data); from Austria, vicinity of Graz (Gamperl et al. 1982); from Bulgaria, vicinity of Sofia (Nadjafova et al. 1993) and Plovdiv (our data); from the Leningrad region of Russia (Sablina et al. 1985) as well as from Finland, Tver, Tula, Voronezh, Brjansk regions of Russia and from Crimea (our data). Sympatric occurrence with the karyotypically different *A. vohlynensis* Migulin, 1938 is known in montane Bulgaria (Nadjafova et al. 1993), Russia (Brjansk region), and with *A. mosquensis* (Ognev, 1913) in the Tver region (our data). Electrophoretical data are available from W and S Europe (for references see Britton-Davidian et al. 1991) and from E Europe (Ukraine, Gomel region in Belorussia, Volgograd region in Russia) (Mezhzherin 1990; Mezhzherin et al. 1992). The southern limit of this species in E Europe is open to question. In the Caucasus the proper yellow-necked mouse was so far not found among specimens studied karyologically and electrophoretically. However, an extension of the range of *A. flavicollis* into the E Caucasus in the course of natural progression or as a result of human transportation seems possible.

2. ***Apodemus (S.) ponticus*** Sviridenko, 1936 — Caucasian wood mouse

Type locality: W Ciscaucasia, vicinity of Tuapse, Olginka village.

Diagnosis: Centromeric heterochromatin in many but small autosomes. A marker pair (approximately no. 14) carries both centromeric and telomeric heterochromatin, the latter covering no less than half of the chromosome length. Small telomeric blocks present in two small pairs without centromeric heterochromatin. The X-chromosome has a distinct centromeric block and distal interstitial heterochromatin. NORs of telomeric location are identified by restaining in 9 chromosome pairs (approx. nos. 11—17, 20, 21) bearing centromeric as well as telomeric heterochromatin, including the marker pair 14 (Kozlovsky et al. 1990).

Genetically (allozymes) well separated from the Caucasian *A. fulvipectus* (Ognev, 1924) and *A. ciscaucasicus* (Ognev, 1924) and from *A. flavicollis* of Kiev and Tula regions (Mezhzherin 1990; Mezhzherin et al. 1992; Lavrenchenko & Likhnova 1995).

In some morphological features the Caucasian wood mouse is intermediate between *A. flavicollis* and *A. fulvipectus*. From the last species it can reliably be separated by multivariate analysis only (Lavrenchenko & Likhnova 1995).

Nomenclatural remarks: Formerly a karyological and electrophoretical form "*Apodemus* sp. 1" from Azerbaijan (Nadjafova 1989), an electrophoretical "form 3-1" from Adzharia and E Georgia (Vorontsov et al. 1989) or "*A. ponticus*" from Batumi (Mezhzherin 1990) were described. The last name was fixed after electrophoretical and morphological analyses of populations from near the type locality (Vorontsov et al. 1992).

Distribution: Karyological (banding chromosome analysis) evidence was obtained from several sites in north-east Azerbaijan (Nadjafova 1989; Kozlovsky et al. 1990; Bulatova et al. 1991; our data). Electrophoretical markers were found in neighbouring Daghestan (Lavrenchenko & Likhnova 1995) and in Transcaucasia, from Alazan valley west to the Black Sea coast (Mezhzherin 1990; Mezhzherin & Zykov 1991; Vorontsov et al. 1989, 1992). As far as we know, the northern limit of the range is in north-eastern Caucasus. The southern limits need to be re-examined biochemically and karyologically.

Superspecies *Apodemus sylvaticus*

Two allopatric species in this group are similar to each other electrophoretically and morphologically, but differ sharply in their chromosome structure.

3. ***Apodemus (S.) sylvaticus*** (Linnaeus, 1758) — West European wood mouse.

Type locality: Sweden, Uppsala.

Diagnosis: All 23 pairs of autosomes carry centromeric heterochromatin; 5 pairs show distinct telomeric blocks. A weak differentiation of heterochromatin is found along the X-chromosome (Engel et al. 1973). After restaining proper telomeric blocks are visible in pairs 17 and 21, while in pairs 15, 16 and 22 they are interstitial; NORs are observed in a telomeric position in a number of unidentified chromosomes only (Hirning et al. 1989).

The species is reliably distinguished by allozymes from *A. flavicollis* s.l. in W, C and S-E Europe, and from *A. uralensis* s.l. (including microps) in C and E Europe (Engel et al. 1973; Csaikl et al. 1980; Gemmeke 1980, 1981, 1983; Mezhzherin 1990; Britton-Davidian et al. 1991). Electrophoretic differences on the subspecies level were found in populations from France and Italy compared with populations from Greece and Spain (Britton-Davidian et al. 1991). A similar degree of differentiation was found by Vogel et al. (1991) between populations from Switzerland/Italy and Austria.

Nomenclatural remarks: This form is provisionally assigned to *A. sylvaticus* of Linnaeus on the basis of the general morphological similarity of wood mice from the Rhine basin (biochemically and karyologically studied) and Sweden (biochemically not yet examined). In the case that any other form will be found in southern Scandinavia, one of the junior European synonyms of *A. sylvaticus* has to be applied.

Distribution: Only three populations from Germany, Freiburg (Engel et al. 1973), Ulm (Hirning et al. 1989) and Bonn (Kozlovsky, unpubl. data), were karyologically tested so far. Electrophoretic data appear to be insufficient for the definition of the distribution of this species.

4. ***Apodemus (S.) vohlynensis*** Migulin, 1938 — South European wood mouse

Type locality: Ukraine west to the Dnepr river, Zhitomir Polesye.

Diagnosis: Centromeric heterochromatin is practically lacking in the autosomes, except sometimes for the 1st pair. On the contrary, telomeric heterochromatin is accumulated to a great extent in 5 to 6 pairs and less in at least 5 other pairs. The X-chromosome is extremely variable due to changes in the amount of pericentromeric heterochromatin (Fig. 1-2). NORs are located centromeric in a few autosome pairs (1 to 3) and telomeric in several others (up to 8) (Nadjafova et al. 1993).

Allozyme markers for this species are unknown. We assume that the allozyme characteristics reported for "*sylvaticus*" of the right river bank of the Dnepr in Ukraine and Belorussia (Mezhzherin 1990) refer to this species. If so, then *A. vohlynensis* is electrophoretically close to *A. sylvaticus*. In the light of sharp karyological differences the subspecific electrophoretic differences between populations of *A. sylvaticus* of W Europe reported previously (Britton-Davidian et al. 1991; Vogel et al. 1991) are worth of further study.

Nomenclatural remarks: Differentially stained chromosomes of this species from Austria were first published under the name *A. sylvaticus* (Gamperl et al. 1982) and from Bulgaria as "E2-*sylvaticus* cytotype" (Nadjafova et al. 1993). As the valid scientific name for this species we suggest Sylvimus (sic!) *sylvaticus vohlynensis* Migulin, 1938, the first valid use of Sylvimus (sic!) *sylvaticus vohlynensis* Charlemagn, 1936 (nomen nudum). Future nomenclatural changes cannot be excluded. In his original description Migulin (1938) noted the large size of *vohlynensis* (larger than *mosquensis* Ognev, 1913 and *charkovensis* Migulin, 1936) and the often well expressed yellow neck spot. Therefore, the proposed synonymy of *vohlynensis* with *A. uralensis* (Vorontsov et al. 1992) seems to be erroneous. The inclusion of "*sylvaticus*" under this name (Zagorodnyuk 1993) requires karyological evidence which unfortunately is not yet available.

Distribution: The species definition is based only on karyological data. These indicate the occurrence of *A. vohlynensis* in Austria, environs of Graz (Gamperl et al. 1982), in Bulgaria, Stara Planina Mts and Pazardjik valley (Nadjafova et al. 1993), in the Ukraine, vicinity of Kiev, and in the neighbouring Brjansk region of Russia (our data). Very likely the electrophoretically studied "*sylvaticus*" from the vicinities of Kishinev and Gomel, Kiev, Sumy and Nikolaev regions (Mezhzherin 1990; Mezhzherin & Zykov 1991) also belong to this species. This would define the known area as Central Europe, the Balkans and East of Europe to the Dnepr basin.

Superspecies *Apodemus fulvipectus*

Steppe wood mice differ markedly from *A. sylvaticus* s.l. in electrophoretic and morphological features. Geographically this species replaces *A. vohlynensis* on the northern coast of the Black Sea and in eastern Ukraine, and on this basis could even be attributed to the superspecies *A. sylvaticus*.

5. ***Apodemus (S.) fulvipectus*** (Ognev, 1924) — Steppe wood mouse

Synonym: *A. (S.) falzfeini* Mezhzherin & Zagorodnyuk, 1989.

Type locality: Georgia, Dusheti district, Kobi.

Diagnosis: Faint heterochromatin is present in most chromosomes of this species. Few centromeric blocks are present in medium-sized or small autosomes. In 4 pairs weak telomeric heterochromatin is revealed, except for a single chromosome with a large telomeric block which has no corresponding chromosome. This heteromorphic pair, approximately no. 12, serves as marker of this karyotype in populations from the Caucasus and the reserve Askania Nova studied by us. The X-chromosome lacks centromeric heterochromatin and carries distal interstitial blocks. Different from all karyotypes mentioned above, NORs are exclusively centromeric. In some metaphases, silver staining is sometimes successful in the distal third of the X-chromosome (Kozlovsky et al. 1990).

The first diagnostic biochemical characters were fixed unique alleles at the loci SDH and Sod-2 (Mezhzherin 1990). Recent authors suggest that slow Hb and fast Np alleles allow a simple discrimination of sympatric taxa (Lavrenchenko & Likhnova 1995).

Nomenclatural remarks: Reasons for the use of the specific name *fulvipectus* were given by Vorontsov et al. (1992). The conspecificity of *A. falzfeini* (Mezhzherin & Zagorodnyuk 1989) from Askania Nova and Caucasian "*fulvipectus*" was demonstrated electrophoretically by Mezhzherin et al. (1992) and has since been confirmed by us (unpubl. data) also karyologically. The confirmation of the validity of the specices name *fulvipectus*, however, requires further analyses of this form from the type locality.

Distribution: Karyologically tested specimens are known from NE Azerbaijan (Khachmas district), a neighbouring district of Daghestan (Khunsah) (Figs 1-3) and E Ukraine. Sympatric occurrence with *A. ponticus* and *A. ciscaucasicus* was reported from the first site (Kozlovsky et al. 1990; Bulatova et al. 1991). According to electrophoretically tested specimens this species is widely distributed in steppe regions of E Caucasus and Transcaucasia; in the Ukraine it is known from the Kherson region (Askania Nova Reserve) only (Vorontsov et al. 1992). In the region between the extreme NE Caucasus (Daghestan) and SW Transcaucasia (Black Sea coast near Batumi) the species was electrophoretically identified in samples which also included *A. ponticus* and *A. ciscaucasicus* (Vorontsov et al. 1989, 1992; Lavrenchenko & Likhnova 1995).

Superspecies *Apodemus uralensis*

This superspecies is widely distributed in Eurasia from C Europe to the Altai. Two European species of this group are characterized by a similar electrophoretic protein variability, and this fact, together with a certain morphological congruence, led Vorontsov et al. (1992) to unite them under the name *uralensis*. We consider the unification of *A. microps* and the C Russian form *mosquensis* only on the basis of allozyme data (Vorontsov et al. 1992) premature due to revealed chromosomal differentiations in this group.

6. ***Apodemus (S.) mosquensis*** (Ognev, 1913) — East European wood mouse.

Type locality: Moscow.

Diagnosis: Centromeric heterochromatin is expressed in most but not all autosomes (like in *A. sylvaticus*). In 5 medium-sized pairs both centromeric and telomeric heterochromatic blocks are revealed. The X-chromosome has centromeric heterochromatin and interstitial bands in the proximal half of its length. NORs are in centromeric position in one medium-sized pair (approximately no. 10) and in telomeric position in 4 other pairs (approx. nos. 9, 14, 15, 19) (Figs 1-4). The centromeric NOR is attached to a block of centromeric heterochromatin in chromosomes without telomeric heterochromatin. Telomeric NORs are located in pairs both with and without telomeric heterochromatin but with centromeric blocks always present.

Up to 10 loci were used for the identification of the species of which three, Hb, Idh-1 and Xdh, were found only in the eastern part of range (Mezhzherin et al. 1992).

In its small size, the dark back and the relatively short tail the species is similar to W European *A. sylvaticus* s. str. From representatives of *A. ciscaucasicus* from Caucasus and the Carpathian Mts it differs in size.

Nomenclatural remarks: We use the senior synonym *uralensis* as the name for the superspecies because wood mice of the Ural, interfluve Volga-Ural and N Kasakhstan differ karyologically from *A. mosquensis* (Kozlovsky, unpubl. data) and therefore may represent a different species.

Distribution: We studied this species karyologically in some regions of Russia (Novgorod, Voronezh) and in Crimea. An identical karyotype was found in a specimen from S Slovakia kindly presented by S. Mezhzherin. According to electrophoretically studied specimens the species is widely distributed in Ukraine, in the European part of Russia and in Crimea (Mezhzherin 1990; Mezhzherin & Zykov 1991). Its allozyme markers are shared with *A. ciscaucasicus* (Mezhzherin et al. 1992). The western limits of the species remain uncertain, however. In principle the distribution may range from C Europe to the Volga River basin, and from the northern limit of wood mice in E Europe to Crimea. The southern limits of this species are still unsettled, as is its relation to *A. ciscaucasicus* (sympatry? hybrid zone?). In the right-river bank Ukraine, the Gomel and Brjansk regions this species is likely sympatric with *A. vohlynensis*. There is no doubt that it occurs widely in sympatry with *A. flavicollis*.

7. ***Apodemus (S.) ciscaucasicus*** (Ognev, 1924) — Lesser wood mouse

Synonym: *A. microps* Kratochvil & Rosicky, 1952.

Type locality: North Ossetian Republic, Vladikavkaz.

Diagnosis: Centromeric heterochromatin is restricted to a small number (up to 8 pairs) of the largest autosomes. Some pairs lacking centromeric blocks carry telomeric heterochromatin (Figs 1-5). The X-chromosome has a centromeric block and 1-2 interstitial C-bands in its proximal half. NORs are localized near centromeres in one middle-sized pair and at the telomeric ends of 3—4 smaller pairs.

Nomenclatural remarks: We suggest to unite little wood mice of the Carpathian Mts and the Balkans (*A. microps*) and the Caucasian *A. ciscaucasicus* (a senior synonym) and separate both from the karyotypically distinct E European *A. mosquensis*. In that case *microps* and *ciscaucasicus* could be used as subspecies names.

Distribution: The area of this species covers the Carpathian Mts, Balkans and Caucasus.

Discussion

Morphological characters and genetic markers

Systematists rarely consider the genetical basis of the characters they work with. Morphological characters are often preferred because they are convenient and more easily accessible. However, the genetic basis of characters determines their value in species and infraspecies systematics.

Taxonomically useful characters with a monogenic drive are rare in mammals. Practically all morphological characters, be it colour, skull or tooth characters, appear to be polygenic, and their variability and heritability therefore is rather complicated.

Modern zoologists seem to underestimate the importance of principals formulated by the Russian geneticist A. S. Serebrovsky, the founder of genegeography. In his work "Problems and methods of genegeography" (Serebrovsky 1930) he wrote, "...the geography of characters, on the one hand, and the geography of genes, on the other hand, are two absolutely different problems the confusion of which, generally saying, is totally inadmissible, and if sometimes they may coincide, they are only a casual exception."

By applying chromosomal, allozymic, immunological and molecular methods, an entire group of monogenic or condominant characters can be obtained: chromosomal rearrangements, allozymes, variable DNA sequencies, etc. This class of taxonomic characters may be called genetic markers. Also peculiarities of colour, tooth structure and other morphological features may be taken as markers when their monogeny has been rendered by the analysis of hybrids. Only genetic markers allow the study of microevolutionary processes in contact zones and to prove reproductive isolation between sympatric or parapatric forms.

In the present study diagnoses of allopatric and sympatric species of wood mice of the subgenus *Sylvaemus* are based on genetic markers only. The variability of morphological characters often obscures the true picture of specific and intraspecific differentiation. For example, Argyropulo (1940) noted the similarity of all northern populations of *A. sylvaticus* from Sweden to the Ural Mountains and stated that their size increased to the south and that their colour changed from mainly grey to chestnut in the same direction. However, this pattern of geographic variability does not coincide with the pattern of genetic variation.

According to present data three species occur sympatrically in W Europe: *A. flavicollis*, *A. alpicola* and *A. sylvaticus*. In C Europe further two species, *A. ciscaucasicus* (syn. *A. microps*) and *A. vohlynensis*, occur and possibly also a third one, *A. mosquensis*. In E Europe the sympatry of four species, *A. flavicollis*, *A. mosquensis*, *A. vohlynensis* and *A. fulvipectus*, is established. Species diversity of wood mice increases eastward. The knowledge of the distribution of the superspecies and included allopatric semispecies is still incomplete. The eastern border of superspecies *A. sylvaticus* and the western border of superspecies *A. uralensis* remain obscure.

We have no doubt that the species mentioned above represent morphologically similar but reproductively isolated biological species. Their morphological variability should be studied in genetically identified specimens. The microevolutionary processes in contact zones of allopatric semispecies such as *A. sylvaticus/A. vohlynensis* and *A. mosquensis/A. ciscaucasicus* are not known. They may be parapatric but the existence of hybrid zones cannot be excluded.

Evolutionary classification and trinominal nomenclature

The traditional classification of the genus *Apodemus* was based on the polytypic species concept, which simplifies the classification but also conceals the real biological diversity. Based on the present study we propose to recognize eight European species of *Sylvaemus* instead of four. Is this interpretation of karyological and electrophoretic data justified?

Table 1: Categories of evolutionary classification and trinominal nomenclature in the subgenus *Sylvaemus* of genus *Apodemus*.

Taxon				Evolutionary classification	Trinominal nomenclature
Sylvaemus				species group	subgenus
A. flavicollis s. l.	*A. sylvaticus* s. l.	*A. fulvipectus*	*A. uralensis* s. l.	superspecies, sympatric species, biological species	superspecies
A. flavicollis s. str. *A. alpicola*	*A. sylvaticus* s. str.	*A. fulvipectus*	*A. mosquensis*	allopatric species, semispecies	species
A. ponticus	*A. vohlynensis*		*A. ciscaucasicus*	megasubspecies	subspecies
morphological forms of *A. flavicollis*	morphological forms of *A. sylvaticus*	not studied		subspecies	
			A. c. ciscaucasicus *A. c. microps*		

The biological species concept, which requires reproductive isolation of species, is widely accepted among systematists. However, it strictly applies only to sympatric species. Besides the biological species concept other concepts exist, such as "phylogenetic", "evolutionary" and "zoogeographical" ones (e.g. Haffer 1986). We will not go into details but only note that in none of these reproductive isolation plays such an important role as in the biological concept and that they mostly combine features of the biological and morphological species definitions. Species limits are relative and a sharp line between intraspecific and interspecific differentiation cannot always be drawn. A number of transitions between the systematic categories of "subspecies" and "species" exists due to the continuity of evolution and speciation processes.

We have singled out no less than four intermediate categories between subspecies and biological (sympatric) species (Table 1). Only some of the lower categories are correlated with the European taxa of the genus *Apodemus* (subgenus *Sylvaemus*). It is very possible that hybrid zones between some allospecies will be detected, similar to the better known cases in *Mus*. In this genus the major allopatric forms are divided into morphological and genetic forms of lower rank. *Mus musculus* s. str. includes several morphologically differentiated forms (i.e. the desert form referred to as *wagneri*), while *M. domesticus* contains a number of chromosomally diverse and even reproductively isolated forms. A similarly graded classification may be used only in technical works on evolution. For the routine taxonomic work the evolutionary classification must be squeezed into the Procrustean bed of trinominal nomenclature.

If *M. musculus* s. str. and *M. domesticus* are defined as subspecies in the trinominal nomenclature system (Boursot et al. 1993), then all forms included in these megasubspecies will have no scientific name. Forms without a name are easily lost in the biological record. It may even be impossible to argue for the protection of an endangered taxon which has no name. The classification applied here preserves the genetical diversity of wood mice of the subgenus *Sylvaemus*, although the degree of reproductive isolation between these clades is not always known.

Acknowledgements

This study was supported in part by the Russian State Program "Frontiers in Genetics" and by a grant of the Russian Fund for Fundamental Investigations.

Zusammenfassung

Es wird eine Übersicht und neue Klassifikation der europäischen Formen der Untergattung *Sylvaemus* (Gattung *Apodemus*) gegeben. Anhand von biochemischen Markern (Proteinelektrophorese) und vor allem anhand von Merkmalen bandengefärbter Chromosomen können in Europa mit Einschluß des Kaukasus bis zu acht Taxa unterschieden werden, die vermutlich Spezies- oder Semispeziesrang haben. Diese werden zu vier Superspezies zusammengefaßt. Von diesen kommen in Westeuropa *A. flavicollis* (Semispezies *flavicollis*, *alpicola*, *ponticus*) und *A. sylvaticus* (Semispezies *sylvaticus*, *vohlynensis*) sympatrisch vor, in Zentraleuropa tritt eine dritte, *A. uralensis* (Semispecies *ciscaucasicus*, *mosquensis*), und in Osteuropa mit *A. fulvipectus* eine vierte Superspezies auf. Die Artenvielfalt nimmt somit in östlicher Richtung zu.

References

Argyropulo, A. I. (1940): Fam. Muridae. — Faune de l'URSS, Mammifères 3 (5): 108—124.

Boursot, P., J.-C. Auffray, J. Britton-Davidian & F. Bonhomme (1993): The evolution of house mice. — Ann. Rev. Ecol. Syst. 24: 119—152.

Britton-Davidian, J., M. Vahdati, F. Benmehdi, P. Gros, V. Nance, H. Croset, S. Guerassimov & C. Triantaphyllidis (1991): Genetic differentiation in four species of *Apodemus* from Southern Europe: *A. sylvaticus*, *A. flavicollis*, *A. agrarius* and *A. mystacinus* (Muridae, Rodentia). — Z. Säugetierk. 56: 25—33.

Bulatova, N. Sh., R. S. Nadjafova & A. I. Kozlovsky (1991): Cytotaxonomic analysis of species of the genera *Mus*, *Apodemus* and *Rattus* in Azerbaijan. — Z. zool. Syst. EvolForsch. 29: 139—153.

Csaikl F., W. Engel & J. Schmidtke (1980): On the biochemical systematics of three *Apodemus* species. — Comp. Biochem. Physiol. 65B: 411—414.

Engel, W., W. Vogel, L. Voiculescu, H. Rogers, M. Zenzes & K. Bender (1973): Cytogenetic and biochemical differences between *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis* possibly responsible for the failure to interbred. — Comp. Physiol. Biochem. 44B: 1165—1173.

Gamperl, R., C. Ehmann & K. Bachmann (1982): Genome size and heterochromatin variation in rodents. — Genetica (Neth.) 58: 199—212.

Gemmeke, H. (1980): Proteinvariation und Taxonomie in der Gattung *Apodemus* (Mammalia, Rodentia). — Z. Säugetierk. 45: 348—365.

Gemmeke, H. (1981): Genetische Unterschiede zwischen rechts- und linksrheinischen Waldmäusen (*Apodemus sylvaticus*). — Bonn. zool. Beitr. 32: 265—269.

Gemmeke, H. (1983): Proteinvariation bei Zwergwaldmäusen (*Apodemus microps* Kratochvil und Rosicky, 1952). — Z. Säugetierk. 48: 155—160.

Gemmeke, H. & J. Niethammer (1982): Zur Charakterisierung der Waldmäuse (*Apodemus*) Nepals. — Z. Säugetierk. 47: 33—38.

Haffer, J. (1986): Superspecies and species limits in vertebrates. — Z. zool. Syst. EvolForsch. 24: 169—190.

Heptner, V. G. (1940): The wood mice of mountainous Crimea. — Tr. Crym. zapoved. 2: 96—101. (in Russian).

Hirning, U., W. A. Schulz, W. Just, S. Adolph & W. Vogel (1989): A comparative study of the heterochromatin of *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis*. — Chromosoma 98: 450—455.

Kozlovsky, A. I., R. S. Nadjafova & N. Sh. Bulatova (1990): Cytogenetical hiatus between sympatric forms of wood mice in Azerbaijan. — Dokl. AN SSSR 315: 219—222.

Larina, N. I. (1961): Some data on interspecific relationships. (Crosses between wood and yellow-necked mouse under laboratory conditions). — Nauchnye doklady Vysshei shkoly 4: 37—42.

Lavrenchenko, L. A. & O. P. Likhnova (1995): Allozymic and morphological variability in three syntopic wood mice species of the subgenus *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae, *Apodemus*) from Daghestan. — Zool. Zhurnal (Moscow), in press.

Martens, J. & J. Niethammer (1972): Die Waldmäuse (*Apodemus*) Nepals. — Z. Säugetierk. 37: 144—154.

Mezhzherin, S. V. (1990): Allozyme variability and genetic divergence of wood mice of subgenus *Sylvaemus* (Ognev et Vorobiev). — Genetika (Moscow) 26: 1046—1054.

Mezhzherin, S. V., G. G. Boyeskorov & N. N. Vorontsov (1992): Genetic relations between European and Transcaucasian mice of the genus *Apodemus* Kaup. — Genetika (Moscow) 28: 111—121.

Mezhzherin, S. V. & I. V. Zagorodnyuk (1989): A new species of mice of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae). — Vestnik Zool. (Kiev) 4: 55—59.

Mezhzherin, S. V. & A. E. Zykov (1991): Genetic divergence and allozyme variability in mice of genus *Apodemus* s. lato (Muridae, Rodentia). — Cytologia i Genetika (Kiev) 25: 51—59.

Migulin, A. A. (1938): Mammals of Ukraine SSR. — Kiev, AN Ukraine SSR: 324—332.

Nadjafova, R. S. (1989): Taxonomy and relationships of species of the family Muridae from Eastern Transcaucasia (Azerbaijan SSR). — Unpubl. Cand. thesis Inst. Evol. Morph. & Ecol. Anim., USSR Acad. Sci., Moscow (in Russian).

Nadjafova, R. S., N. Sh. Bulatova, Z. Chasovlikarova & S. Gerassimov (1993): Karyological differences between two *Apodemus* species in Bulgaria. — Z. Säugetierk. 58: 232—239.

Sablina, O. V., S. I. Radjably & F. N. Golenishchev (1985): B-chromosomes in the karyotype of *Apodemus flavicollis* from the Leningrad district. — Zool. Zhurnal 64: 1901—1902.

Serebrovsky, A. S. (1930): Problems and methods of genegeography. — Proc. Congr. genet. selec. Moscow 2: 71—86.

Storch, G. & O. Lütt (1989): Artstatus der Alpenwaldmaus, *Apodemus alpicola* Heinrich, 1952. — Z. Säugetierk. 54: 337—346.

Vogel, P., T. Maddalena, A. Mabille & G. Paquet (1991): Confirmation biochimique du statut specifique du mulot alpestre *Apodemus alpicola* Heinrich, 1952 (Mammalia, Rodentia). — Bull. Soc. vaud. Sc. Nat. 80: 471—481.

Vorontsov, N. N., S. V. Mezhzherin, G. G. Boyeskorov & E. A. Lyapunova (1989): Genetical differentiation of sibling species of wood mice (*Apodemus*) in the Caucasus and their diagnostics. — Dokl. AN SSSR 309: 1234—1238.

Vorontsov, N. N., G. G. Boyeskorov, S. V. Mezhzherin, E. A. Lyapunova & A. S. Kandaurov (1992): Systematics of the Caucasian wood mice of the subgenus *Sylvaemus* (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*). — Zool. Zhurnal 71: 119—131.

Zagorodnyuk, I. V. (1993): Identification of East European *Sylvaemus sylvaticus* (Rodentia) and their geographic occurrence. — Vestnik zool. 6: 37—47.

V. N. Orlov, N. Sh. Bulatova, R. S. Nadjafova, A. I. Kozlovsky, A. N. Severtsov Institute of Evolutionary Morphology and Animal Ecology, Leninsky prospect 33, 117071 Moscow, Russia.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 203—231	Bonn, Juni 1996

The subspecific status of European populations of the striped field mouse *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) based on morphological and biochemical characters

Axel Hille & Holger Meinig

Abstract. Patterns of geographic variation in 13 populations of *Apodemus agrarius* from Kaliningrad (GUS) to Macedonia were investigated by means of skull morphology (14 variables) and in a subset of 4 populations by electrophoresis (44 enzymes encoded by 57 gene loci). Genetic distance analysis of biochemical data failed to indicate clusters of populations differentiated at the subspecific level. Morphological differences were mainly size-dependent. Linear skull dimensions could be attributed to non-genetic, environmental adaptations with the exclusion of molars which seem to be relatively invariable against environmental conditions. Selective constraints to modify parts of the dentition seem to require stronger changes in the genetic program that may vary between different populations to a low degree. Looking at all results, *A. a. kahmanni* shows convergent size relationships to *A. a. istrianus*. *A. a. kahmanni* is in geographic contact with populations of the nominal race, and its larger cranial proportions are possibly a result of clinal size variation. By contrast, *A. a. istrianus* is geographically isolated and appears to establish specific genetical characteristics as expressed by a highly significantly reduced heterozygosity and morphological features similar to those of *A. a. kahmanni*.

Key words. Mammalia, Rodentia, *Apodemus agrarius*, subspecies, geographic variation, Europe, craniometry, Multiple Group Principal Component Analysis, electrophoresis, genetic distances.

Introduction

The striped field mouse (*Apodemus agrarius*) inhabits a wide geographical range between central Europe in the west and China and Korea in the east (Musser & Carleton 1993). In Middle Europe three subspecies of *Apodemus agrarius* have been discussed: *A. a. henrici* von Lehmann, 1970 from Germany, regarded by some authors (e.g. Böhme 1978) as a synonym of *A. a. agrarius*, *A. a. istrianus* Krystufek, 1985 from Slovenia, and *A. a. kahmanni* Malec & Storch, 1963 from Macedonia. While *A. a. kahmanni* is regarded as valid by most authors (Böhme 1978, Kahmann & Einlechner 1992), the status of *A. a. istrianus* was recently questioned by Kahmann & Einlechner (1992).

A. a. henrici was described from Germany (v. Lehmann 1970). Although we had no material from the type locality of *A. a. agrarius* in Russia, we follow Böhme (1978) in synonymizing *henrici* with *agrarius*. *A. a. istrianus* occurs in Slovenia and NE Italy (Krystufek 1985, 1991, for Italy see Sala 1974 and Zulian 1987). According to Krystufek (1985, 1991, pers. comm. 1995) its populations are geographically separated by a gap from east Slovenian populations which represent *A. a. agrarius*. Kahmann (1961) reported on findings from Ribnica, a place right between the two current areas, but he left no voucher specimens and Krystufek (1985) could not confirm this locality after intense collecting. Other authors, however, suggested that all

A. agrarius from the area of former Yugoslavia and NE Italy should be referred to subspecies *kahmanni* (Djulic & Vidinic 1964, Ondrias 1966, Soldatovic et al. 1971, Kahmann & Einlechner 1992).

Descriptions of subspecific divergence among populations of the striped field mouse in Europe were to a great extent based on external morphological traits, mainly differences in size. In this paper, we compare patterns of morphological differentiation among populations assignable to the 3 subspecies currently recognized to their patterns of biochemical differentiation, in order to account for genetic relationships that define evolutionary units such as subspecies. Inasmuch, we follow the concept of Smith & Patton (1988) to consider those entities to have both character (morphological and genetical) and geographic continuity as appropriate infraspecific units to be recognized in a formal taxonomy. While from the Oriental range of the species only little karyotypic (Bulatova et al. 1991) and biochemical data are available (Wang 1985, Zhao & Lu 1986, Liu et al. 1991), the scarce data on European populations are widely scattered in the literature (Britton-Davidian et al. 1991; Filipucci 1992; Gemmeke 1980; Gill et al. 1987; Hartl et al. 1992; Niethammer unpubl.). But, dealing with small sample sizes, they seem not to be sufficient to fully characterize infraspecific genetic variability of *A. agrarius*. The purpose of this study was to assess the taxonomic status of European populations of *A. agrarius* at the border of its range in western Europe. The present multivariate examination of skull proportions in combination with a rigorous analysis of protein variation should give answers whether certain population groups warrant recognition as subspecies or not.

Materials and methods

Morphometry

Measurements: In the craniometric part of the study we examined a total of 158 skulls stemming from 13 populations between Kaliningrad (GUS) in the north and Lake Dojran (Macedonia) in the south (Fig. 1). Only young adult and adult specimens of both sexes (toothwear classes 3—5 according to Adamczewska-Andrzejewska 1973) were measured in order to reduce variance bias in size and shape introduced into the samples by ontogenetically caused variation. The sexes were not separated (populations sampled and abbreviation codes are given in the legend to Fig. 1).

Skulls are stored in the following collections: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK); Senckenberg Museum, Frankfurt/M. (SMF); Slovene Museum of Natural History, Ljubljana (PMS); Staatliches Museum für Naturkunde, Görlitz (MNG); private collection H.-J. Pelz, Münster (CP); private collection H. Meinig, Werther/Westf. (CHM).

14 measurements were taken, measurements 1 to 9 (Fig. 2) with a digital calliper (Mitutoyo digimatic) to the nearest 0.01 mm, measurements 10 to 14 with a binocular (Zeiss GSZ) with an enlargement of 50. All measurements were taken by one of us (H.M.). Abbreviations used are: Cbl — condylobasal length (1), zBr — zygomatic breadth (2), IoC — interorbital constriction (3), RoM — rostral breadth (4), NL — nasalia length (5), MBr — mastoid breadth (6), APF — length of anterior palatine foramen (7), MxT — maxillary tooth-row length (8), D — diastema (9), M1L — length of first upper molar (10), M1Br — breadth of first upper molar (11), M2Br — breadth of second upper molar (12), M3Br — breadth of third upper molar (13), ID — incisive diameter (14).

Statistical analyses

Population genetic measures: Allelic frequencies were computed for each population derived from individual electrophoretic genotypes by gene-counting as implemented in the BIOSYS-1

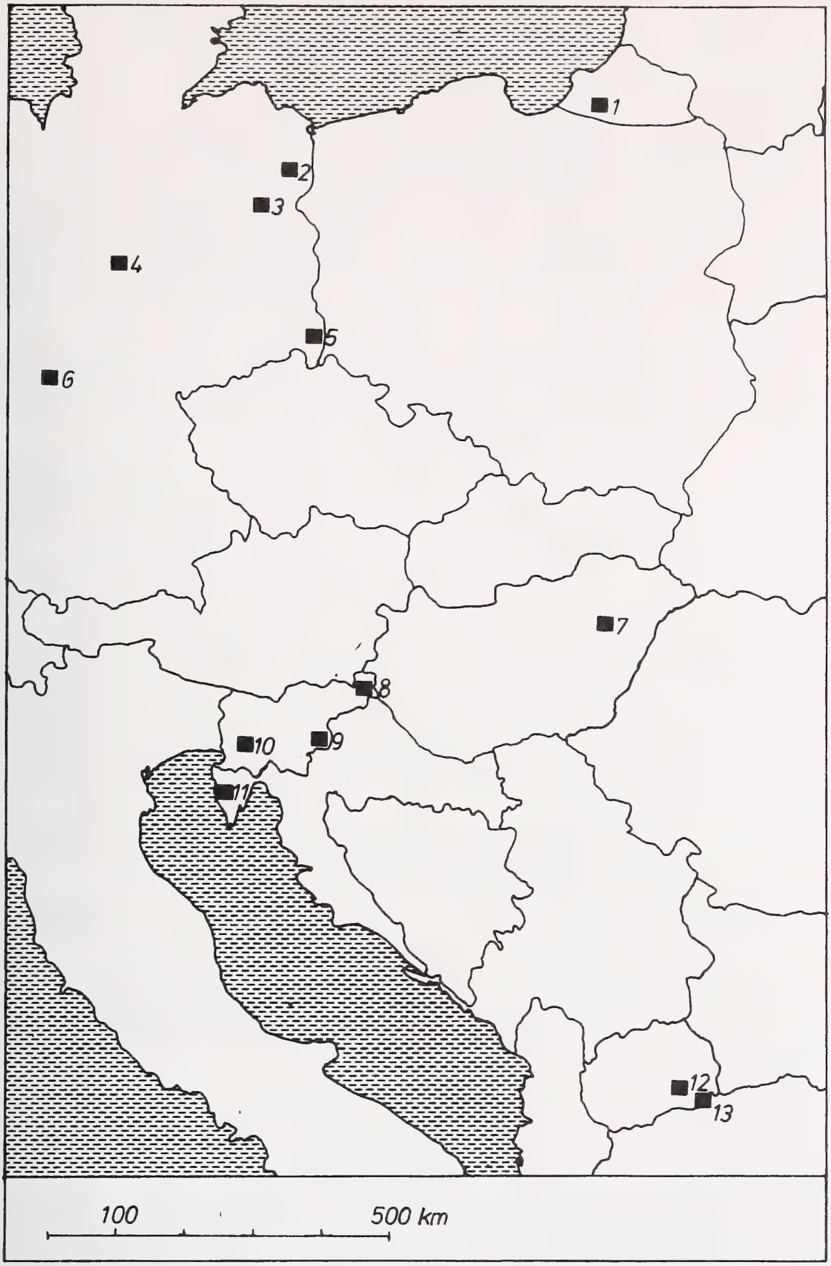


Fig. 1: Geographical origin of the populations examined: 1 — Zehlau, Kaliningrad area (KAL), GUS (7); 2 — Prenzlau, Brandenburg (PRE), Germany (12); 3 — Berlin (ber), Germany (13); 4 — Harz, Lower Saxony (har), Germany (15); 5 — Görlitz, Saxony (goer), Germany (18), 6 — Osthessen (ohe), Germany (16); 7 — Tiszacsege, Hortobagy (tis), Hungary (7); 8 — Radenci, Mura rijeka (rad), Slovenia (21); 9 — Brezice (BRZ), Slovenia (6); 10 — Ajdovscina (AJD), Slovenia (11); 11 — Rovinj (rov), Croatia (15); 12 — Banja Bansko (bba), Macedonia (3); 13 — Lake Dojran (doj), Macedonia (13). Codes for populations studied morphologically and biochemically are given in capitals, codes for populations studied only morphologically are given in lower letters; the numbers of skulls measured are given in parentheses.

program of Swofford & Selander (1981); allele frequency estimates for an isofemale F1 line sample from Kaliningrad area (KAL) were corrected for introduced bias not exclusively screening for polymorphism in samples from the wild (Long 1993). The amount of genetic divergence between populations was computed by Nei's unbiased standard genetic distance D (Nei 1978). A phenogram of the genetic relationships among populations was obtained performing the unweighted pair group arithmetic average cluster analysis (UPGMA, Sneath & Sokal 1973). Standard errors on each bifurcating node were calculated as the standard deviation of all pairwise distances between all OTUs joining the nodes within the cluster consecutively (Nei et al. 1985).

Cranial morphometric analyses: Morphological relationships among geographic samples were assessed by four substantial techniques utilizing several statistical routines of the SYSTAT version 5.03 for DOS (Wilkinson 1990), the BMDP-PC90 package (Dixon 1990) and the NTSYS-pc ver. 1.60 (Rohlf 1990) for IBM-compatible computers.

Techniques for verification of natural groupings (in this case subspecies) should have the property not to be biased by information of group membership, that is an a priori assignment of specimens to these groups (Humphries 1984). As an exploratory technique for discovering structure in data the Principal Component Analysis (PCA) is widely used in systematic studies. Here we employ Multiple Group Principal Component Analysis (MGPCA; Thorpe 1983, 1988). It provides a multivariate means to assess the within-group components of character variation when using intercorrelated linear measurements. By pooling the within-group variance-covariance matrices derived from log-transformed cranial variables it contributes better to among-group discrimination than ordinary PCA. The logarithmic transformation makes the covariance matrix independent of scaling of measurements but standardizes variances and preserves allometries (Jolicoeur 1963). Extracted principal components are interpreted as patterns of covariation in size and shape, but actually do not confuse the within- and between group differences when several groups are used (Thorpe 1976). The first MGPCA axis derived from the pooled within-group variance-covariance matrix can be interpreted as a general within-group allometric "size" vector if most of the original variables contribute with positive signs and equal magnitude to its eigenvector coefficients (Patton & Smith 1990).

The first step of the procedure was the computation of character residuals from the log-transformed variables for each population sample derived from an analysis of variance using the MGLH routine of SYSTAT. An ordinary PCA on the covariance matrix of these residuals produced eigenvectors to be cross-validated by multiplying the score coefficients with the log-transformed variables (using SYSTAT's weighting variable option). Alternatively, computation could be done using BMDP-PC90 tools. First the variance-covariance matrix was computed for each of the 13 groups (= populations), and these were pooled to produce a single within-group variance-covariance matrix using BMDPAM-module. Then from this matrix the principal components were extracted by means of the BMDP4M-routine.

The resulting component scores were used in bivariate plots in an attempt to separate the groups (= populations or subspecies) either "size" included or excluded (omitting MGPC-1 = "size-out" analysis).

Following these latter consideration of a "size-out" analysis (Thorpe et al. 1982), the "size-dependent" principal components (MGPC-1 and also MGPC-2) were excluded from subsequent analyses and the component scores of the MGPCA2-14 res. MGPCA3-14 variates are regarded as size-independent 'characters', which were subjected as new variables to a discriminant analysis to assess grossly size-free variation between populations. Individual scores on the first two canonical axes plotted against each other show size-independent shape variation among the populations.

In a slightly different approach used as an independent means to subsume for effects of overall size on variation found among populations, cranial variables were first size-adjusted, using Burnaby's (1966) canonical variate analysis framework. Data were projected onto the hyperplane orthogonal spaced to the "size"-loaded vector of the first principal component employing the ORTH option of the PROJ module of NTSYS. Individual scores on the adjusted principal components plotted against each other show size-independent discrimination of the populations.

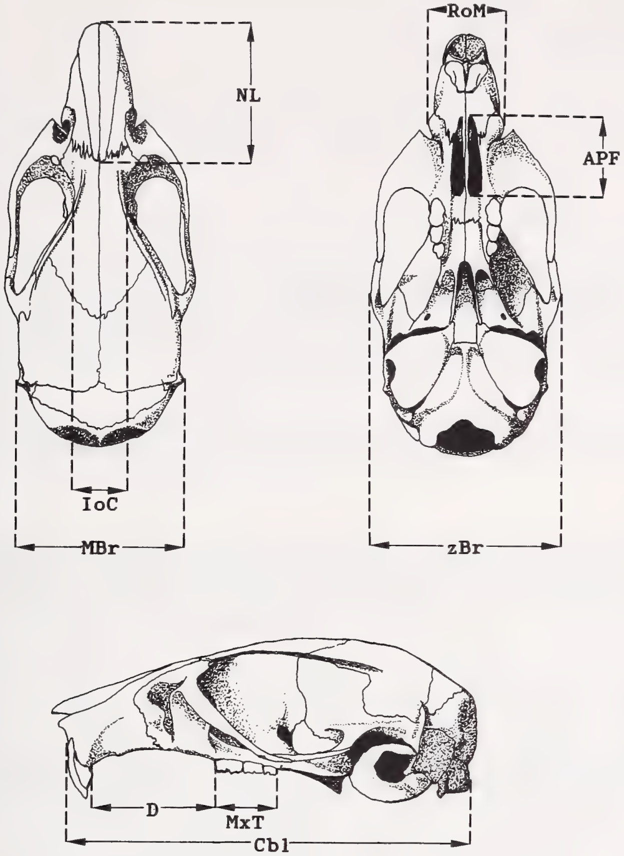


Fig. 2: Skull of *Apodemus agrarius* with the cranial measurements 1 to 9 indicated (measurements 10 to 14 not shown). For abbreviations see text.

Linear Discriminant Function Analysis using the pooled variance-covariance matrix was performed to compute the distances between different samples maximizing the between-group versus the within-group variance. It requires a beforehand allocation of individual specimens to one of the a priori determined groups (Neff & Smith 1979). We graphically demonstrate the differences between the groups (= populations) by a Neighbour-Joining tree (cf. Nei 1987) clustering the Mahalanobis distances of individual canonical variable scores from group centroids. Finding classification functions was computationally realized with the 'Stepwise Discrimination Analysis BMDP-subroutine 7M'. Clustering was done with NTSYS.

Size and shape covary, and unless isometry pertains, such covariation implies a changing relationship between size and shape (Gould 1966). To study this finally, multivariate static allometric coefficients for the 14 cranial variables were calculated to look at the influence of covariation of shape and form dimensions related to size differentiation (Leamy & Bradley 1982).

In a first step we performed principal component analyses separately for each population sample (Smith & Patton 1988). Because the first principal component (PC1) of our data satisfies interpretation as a general size factor, the position (= score) of an individual on PC1 is a measure of its overall body size, while the "raw" loadings (= elements of the eigenvector)

Table 1: The scored enzymes listed with their tissue source, electrophoretic conditions and encoding loci analyzed.

Enzyme	E. C. Code	Locus Abbreviation	Electric Field	Tissue	Electrophoretic Cond.[1]	Staining Ref.[2]
Alcohol dehydrogenase	1.1.1.1	Adh	cathodal	liver	PHOS pH 6.7	B
α-glycerophosphate dehydrogenase	1.1.1.8	Gpdh	anodal	muscle	TC II pH 8	B
Sorbitol dehydrogenase	1.1.1.14	Sordh	anodal	liver	TC II pH 8	D
Lactate dehydrogenase	1.1.1.27	Ldh-1 (subunit A)	anodal	muscle	TC I pH 6.3	A
		Ldh-2 (subunit B)	anodal	muscle	TC I pH 6.3	
Hydroxybutyrate dehydrogenase	1.1.1.30	Hbdh	anodal	liver	TME pH 7.4	B
Malate dehydrogenase	1.1.1.37	Mdh-1	anodal	muscle	TC I pH 6.3	B
		Mdh-2	cathodal	muscle	TC I pH 6.3	
Malic enzyme	1.1.1.40	Me-1, -2	anodal	muscle	TME pH 6.4	B
Isocitrate dehydrogenase	1.1.1.42	Idh-1, -2	anodal	muscle	AC pH 6.1	B
6-Phosphogluconate dehydrogenase	1.1.1.44	6-Pgdh	cathodal	muscle	AC pH 6.1	E
Glucose-6-phosphate dehydrogenase	1.1.1.49	Gd	anodal	muscle	TC I pH 6.3	E
Xanthin dehydrogenase	1.1.1.204	Xdh	anodal	muscle	TC II pH 8	A
Glycollate oxidase	1.1.3.1	Gox	anodal	muscle	TC II pH 8	C
Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase	1.2.1.12	Ga3pdh	cathodal	muscle	PHOS pH 6.7	B
Glutamate dehydrogenase (NADP)	1.4.1.4	Glutdhp	anodal	liver	TC II pH 8	D
Diaphorase	1.6.–.–	Dia-2	anodal	liver	TC II pH 8	C
Gluthatione reductase	1.6.4.2	Gsr	cathodal	liver	TC II pH 8	D
Peroxidase	1.11.1.7	Per	anodal	liver	TVB pH 8.0	D
Indophenol oxidase	1.15.1.1	Ipo-1	anodal	liver	TVB pH 8.0	D
		Ipo-2	cathodal	liver	TME pH 7.4	
Succinate dehydrogenase	1.3.99.1	Sucdh	anodal	liver	TVB pH 8.0	D
Nucleoside phosphorylase	2.4.2.1	Np	anodal	liver	TC II pH 8	A
Glutamate-oxaloacetate transaminase	2.6.1.1	Got-1	anodel	muscle	TC II pH 8	E
		Got-2	cathodal	muscle	TC II pH 8	
Glutamate-pyruvate transaminase	2.6.1.2	Gpt	anodal	liver	TVB pH 8.0	C
Tyrosine aminotransferase	2.6.1.5	Tat-1	anodal	liver	TVB pH 8.0	D
		Tat-2	cathodal	liver	AC pH 6.1	
Hexokinase	2.7.1.1	Hk	anodal	muscle	TC II pH 8	E
Pyruvate kinase	2.7.1.40	Pk	anodal	liver	TME pH 7.4	C
Arginine kinase	2.7.3.3	Apk	anodal	muscle	TC II ph 8	D
Creatine kinase	2.7.3.2	Ck	anodal	liver	TME pH 7.4	E
Adenylate kinase	2.7.4.3	Ak	anodal	muscle	TC II pH 8	D
Phosphoglucomutase	2.5.7.1	Pgm-1	anodal	muscle	TC pH 6.3	D
		Pgm-2	cathodal	or liver		
Esterase	3.1.1.–	Est-1, -2, -3	anodal	liver	TVB pH 8.0	A
Acid phosphatase	3.1.3.2	Acph	cathodal	liver	PHOS pH 6.7	D
β-Glucuronidase	3.2.1.31	Glur	anodal	liver	TVB pH 8.0	C
Peptidase	3.4.11.–	Pep-1*, -2, -3**	anodal	muscle	TC II pH 8	A
Guanine deaminase	3.5.4.3	Gda	anodal	liver	TVB pH 8.0	A
Adenosine deaminase	3.5.4.4	Ada	anodal	muscle	TC II pH 8	A
Carbonic anhydrase	4.2.1.1	Ca	cathodal	liver	TVB pH 8.0	D
Enolase	4.2.2.11	Eno	anodal	liver	TME pH 7.4	D
Fumarase	4.2.1.2	Fum	cathodal	liver	TC II pH 8	D
Glyoxalase	4.4.1.5	Glo	cathol	muscle	PHOS pH 6.7	C
Aconitase	4.2.1.3	Acon-1, -2	cathodal	liver	AC pH 6.1	D
Triose phosphate isomerase	5.3.1.1	Tpi	anodal	muscle	TC II pH 8	D
Mannose phosphate isomerase	5.3.1.8	Mpi	anodal	muscle	TC II pH 8	C
Glucose phosphate isomerase	5.3.1.9	Pgi	anodal	muscle	TC II pH 8	E
Serum protein		Prot 3	anodal	liver	TVB pH 8.0	D

1) Buffer systems were as follows: AC pH 6.1 (Amine-Citrate: Clayton & Tretiak 1972): 12 % starch gel, 16 h, 125 V, ~10 mA, ~4 V/cm; — TC I pH 6.3 (Tris-Citrate: Selander et al. 1971): 12 % starch gel, 16 h, 100 V, ~25 mA, ~4 V/cm; — TC II pH 8 (Tris-Citrate: Selander et al. 1971): 12 % starch gel, 110 V, ~13 mA, ~4 V/cm; — TME pH 7.4 (Tris- Maleate-EDTA: Murphy et al. 1990): 12 % starch gel, 16 h, 125 V; ~35 mA, ~4,5 V/cm; — TVB pH 8.0 (Tris-Borate-EDTA (Brewer 1970): Murphy et al. 1990): 12.5 % starch gel, ~125 V, ~8 mA, ~4 V/cm; — PHOS pH 6.7 (Phosphate: Selander et al. 1971): 12 % starch gel, 16 h, 100 V, ~12 mA, ~4 V/cm.

2) Staining references are: A = Aebersold et al. (1987); B = Ayala et al. (1972); C = Harris & Hopkinson (1978); D = Murphy et al. (1990); E = Shaw & Prasad (1970).

* Substrate is leucyl-alanine. ** Substrates are tripeptide Gly-gly-leucine and dipeptide phenylalanyl-l-methionine.

of variables on this component describe the relative contribution of each variable to change in general size, thus are proportional to allometric coefficients of the characters with respect to size (Bookstein et al. 1985). The first principal component of the variance-covariance matrix from log-transformed data should therefore represent some kind of an isometric size vector that can be rescaled to the length of one (Somers 1986) if covariation between the variables approach equality. Where allometry exists, it thus provides a standard measure against which growth trajectories of individual cranial characters can be compared (Smith & Patton 1988).

To "normalize" the first principal component to unity we divided its raw loadings by a value $\sum_p k_i^2]^{1/2}$, where k = raw loadings and p = number of cranial variables) such that their squared elements sum up to unity. Then the normalized loadings were divided by $1/\sqrt{p}$ to rescale the loadings to be expected if all dimensions ($p = 14$) have grown at the same rate (Shea 1985). Resulting positive allometric variables with multivariate adjusted coefficients $>$ 1 are those that are relatively larger in large individuals than in smaller ones; negative allometric variables (coefficients <1) are those with the opposite relationship (Strauss & Bookstein 1982).

Allometric coefficients were used as new variables in a discriminant analysis (employing the MGLH routine of SYSTAT) that treats population samples separately. Canonical variable plots (Fig. 5) give insight into grouping patterns.

Electrophoresis

A total number of 53 animals were caught with snap traps at four localities (no. 1, 2, 9, 10 in Fig. 1). Tissue samples (muscle, liver, heart) were taken in the field and stored in liquid nitrogen until being returned to the ZFMK biochemical laboratory, where they were cut into small pieces and maintained in an ultracold freezer (−85 °C) for long term storage (tissue collection).

Prior to electrophoretic analysis a fivefold volume of 0.1 M Tris/HCl homogenate buffer (pH 7.0) containing 0.002M EDTA and 0.05M NADP was added to the weight of portioned tissue, either pure organ specific probes or mixes from both liver and muscle, which were then homogenized with a motor-driven homogenizer (Polytron dispenser with 12mm shaft, Kinematica, Switzerland) keeping samples cool in an ice-bath. Homogenates were shaken with 0.1 — 0.2ml Toluene and immediately centrifuged for 10 minutes at 13.000g (Biofuge 13, Heraeus-Sepatech, Germany). The clear supernatant (25μl per sample) was transferred onto Micro Test Tissue Culture Plates (COSTAR, Cambridge; Greiner, Germany) and refrozen in a —20 ° freezer until electrophoretically processed.

We employed the procedures of vertical starch gel electrophoresis first described by Smithies (1955) and recently reviewed in Geiger (1990), who also gave details due to technical novelties and apparative equipments. Starch gels are made in concentration of 12 % and 12.5 % (w/v) starch in gel buffer using BIOMOL starch (Hamburg, Germany; Tab. 1). Handling and preparation of gels follows the outlines made by Murphy et al. (1990). Sample application in the vertical apparatus is done by means of an Eppendorf comforpette pipetting amounts of 5—10μl per individual into a preformed slot (20 in total) in the gel, which is then sealed by molten vaseline. Gels were electrophoresed overnight (16 h) at 3−4 V/cm in a 4 °C temperated freezer, the gels additionly connected to an cooling system with cooling plates. Each gel was then sliced into 1.2 mm thick slabs for histochemical overlay-staining adopting the visualization techniques as described by Ayala et al. (1972), Catzeflis et al. (1982), Filipucci et al. (1987), Harris & Hopkinson (1978), Hartl & Höger (1986), Selander et al. (1971) and Shaw & Jain (1970).

44 enzymes and general proteins encoded by 57 presumptive structural gene loci were examined for all populations. Electrophoretic running conditions, separation buffer systems used, enzymes assayed and their tissue sources are listed in Tab. 1; although no progeny testing was routinely done (with the exception of the Kaliningrad area sample KAL) to confirm the mode of inheritance of allozyme variants, resulting zymograms generally conformed with simple patterns of codominant Mendelian inheritance, so that genetic interpretation of banding patterns could easily be done based on principles published by Csaikl (1985), Harris & Hopkinson (1978), Hartl et al. (1988), Richardson et al. (1986) and Selander et al. (1971). Designation of

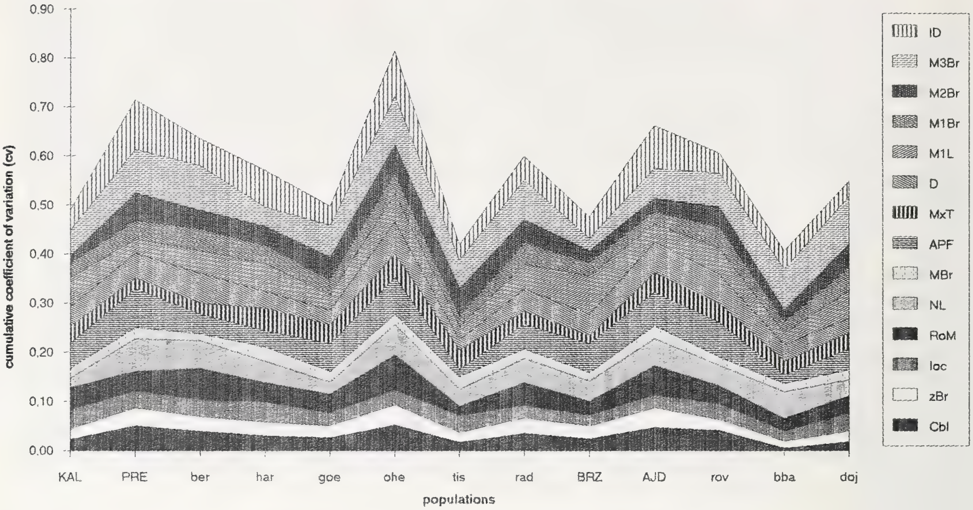


Fig. 3: Banding diagram of coefficients of variations within populations.

encoding loci and allelic variation of the allozymes are as follows: Genes are symbolized by italicizing the enzyme and protein abbreviation of Table 1; numerical suffixes distinguish among multiple zones of cathodal or anodal or both activities on certain zymograms in order of decreasing mobility from the most anodal one considering anodal migration first; electromorphs (interpreted as alleles) were given letters in alphabetical order, arbitrarily starting with the one that migrated the least to the anode (anodal migration) or the least to the cathode (in case of cathodal migrating) under standard electrophoretic conditions as described here (Tab. 6).

General statistical tests
Modified Mantel's (1967) randomization test in a multiple regression and correlation extension was used to test for matrix associations between genetic, geographical and morphological distances among the four populations KAL, AJD, BRZ and PRE, where the distances in one matrix are regressed on the distances in the other matrices (Manly 1991). Significance of correlations between geographic and morphometric distance for all 13 populations in the morphometric study were tested with ordinary Mantel analysis (1967).

Results and discussion

Craniometric analyses

Variation of single variables

Coefficients of variation evidence very low intra-populational differences. The banding diagram (Fig. 3) shows values as low as 0.018 for Cbl in sample Lake Dojran (doj) and a higher value of 0.052 in Osthessen (ohe). As a representative of tooth variables M3Br ranges from 0.052 in Kaliningrad (KAL) to 0.099 in Osthessen. The diagram shows no disruptive geographical trend due to a characterization of certain populations.

Variation in size

Condylobasal length (Cbl) and zygomatic breath (zBr) can be considered the most useful single indicators of overall cranial size among the variables examined. They are highly correlated with the other skull measurements (less with dentition variables; Tab. 2) and have low within-population coefficients of variation (Fig. 3). For example, condylobasal length means range from 21.46 mm in population Harz, Germany (har) to 24.75 mm in population Lake Dojran, Macedonia (doj), representing a 13.3 % difference among localities.

Although our study is faced with a relatively low degree of variability (Tab. 2), multiple group principal component analysis was effective enough to discriminate between minor morphometrically mensurable differences in cranial size and shape.

In order to analyze size variation among populations in a multivariate treatment, the first two multiple group principal components from the pooled within-group character relationships can be considered as general size factors, since all vector coefficients are positive (tooth variables excluded) and show correlations with the original log-transformed character values (Strauss 1985). The correlation between Cbl, for example and MGPC-1 is 0.936. Communalities of the variables that are the proportions of variance accounted for by the two main factors are given in Tab. 2. Linear skull measurements and tooth variables show almost complete loadings on both components.

To investigate the relationships in the craniometric variables on their own, Table 3 gives the loadings for the three vectors, together with the percentage variation they express (cf. Thorpe & Leamy 1982). The first multiple-group principal component accounts for 36.48 % of the within-group variation across the entire sampled range of *A. agrarius* in Europe, the first three components account for 69.82 % of total variance. MGPC-1 is the largest (36 %) and is equally loaded in magnitude with contributions of the cranial variables ID, D, APF, RoM, NL, Cbl and zBr, but inverse

Table 2: Pearson product-moment correlation coefficients between the mean $\log_{10}$-transformed cranial variables for the 13 population samples of *A. agrarius*, their scores on the first three Principal Component axes extracted by a multiple-group PCA and communality of variables on the first two components (see text for details).

character	PC-1	PC-2	PC-3	communality
log Cbl	0.936	0.695	0.176	0.863
log zBR	0.885	0.674	0.232	0.627
log Ioc	0.554	0.554	0.457	0.054
log RoM	0.854	0.658	0.163	0.621
log NL	0.861	0.643	0.055	0.616
log MBr	0.736	0.708	0.296	0.288
log APF	0.850	0.624	0.128	0.569
log MxT	0.508	0.786	0.505	0.362
log D	0.908	0.615	0.012	0.727
log M1L	0.299	0.563	0.846	0.088
log M1Br	0.349	0.649	0.524	0.228
log M2Br	0.102	0.779	0.393	0.625
log M3Br	0.015	0.825	–0.003	0.904
eigenvalue	0.002	0.001	0.001	
% explained variance	36.48	23.26	10.08	

Table 3: Mean static allometric coefficients for 14 cranial variables for 13 populations of *A. agrarius*.

pop.	CbL	zBr	Ioc	RoM	NL	MBr	APF	MxT	D	M1L	MiBr	M2Br	M3Br	ID
AJD	1.15	0.93	0.01	1.29	1.14	0.32	1.67	0.31	1.39	0.08	0.03	0.03	0.88	1.77
rov	1.30	0.45	0.25	1.05	1.12	0.06	2.17	0.28	1.86	0.42	0.77	0.48	0.03	0.64
BRZ	0.75	0.53	0.51	0.30	1.42	0.41	0.86	0.16	1.64	2.66	0.07	0.06	0.25	0.15
tis	0.03	0.52	0.44	0.22	0.29	0.58	0.33	1.18	0.14	0.25	0.47	2.13	2.59	0.13
ber	1.17	0.48	0.29	1.71	1.47	0.05	0.91	0.28	1.87	0.56	0.35	0.16	1.40	0.61
har	0.90	0.87	1.10	0.99	1.12	0.80	0.01	0.83	0.77	1.15	0.36	0.65	0.85	2.11
PRE	1.05	0.69	0.13	0.74	0.91	0.35	1.07	0.29	1.07	0.16	0.27	0.98	1.87	2.00
goer	0.81	0.59	0.30	0.85	0.27	0.60	1.23	1.05	0.90	0.06	0.33	1.40	2.43	0.59
KAL	0.40	0.49	1.24	1.28	0.16	0.53	1.12	1.04	0.97	2.50	0.74	0.05	0.13	0.15
ohe	0.09	0.21	0.12	0.13	1.41	0.59	0.41	0.93	0.20	0.58	0.81	0.75	2.82	1.00
doj	0.98	0.72	0.16	1.33	0.90	0.28	1.30	0.19	1.16	0.05	0.05	0.88	1.70	1.76
rad	0.08	0.29	0.13	0.46	0.07	0.06	0.36	0.82	0.09	1.46	0.74	1.24	2.91	0.40
bba	1.07	0.98	0.10	1.11	1.38	0.41	1.34	0.63	1.39	0.24	0.79	0.59	1.40	1.21

Table 4: Values of intrapopulational genetic variation.

				mean heterozygosity H	
population	mean sample size per locus	mean no. of alleles per locus	proportion of loci polymorphic ($P_{5\%}$)*	direct-count (H_O)	under Hardy-Weinberg equilibrium (H_e)**
Prenzlau	14.5±0.5	1.2±0.1	0.211	0.095±0.024	0.092±0.024
Brezice	13.9±0.4	1.2±0.1	0.228	0.092±0.022	0.092±0.025
Kaliningrad	7.4±0.2	1.2±0.0	0.158	0.064±0.023	0.066±0.021
Ajdovscina	12.9±0.4	1.2±0.1	0.175	0.057±0.017	0.079±0.022

* A locus is considered polymorphic if the frequency of the most common allele does not exceed 0.95

** unbiased estimate (see Nei, 1987)

correlation by dentition features, emphasizing independence of overall size. The second component is dominated by tooth variables (M3Br, M2Br) with less emphasis of size contributions from the remaining skull variables. The third component is displaying portions of shape variation, expressed through varying and inverse correlations between variables rendering very low explained variance. Although all variables in total contribute most to linear size relationships, there are two principal sets of variables, dentition and linear skull measurements, that vary non-concordant according to size and shape dimensions. Dentition is mainly independent of individual size in rodents, as expected from the developmental stability of ontogenetic growth of the molar dentition, and shows no aptitude to be influenced by environmental factors.

Geographic variation of size

The scores from the first two principal components for the individuals of each population can be used as a multivariate measure of cranial size (Tab. 3). Striped field mice have largest skulls in populations Lake Dojran (doj) and Rovinj (rov), and smallest in population Harz (har). Mean scores per population increase along the MGPC-1 axis from 1.85 in the smallest *agrarius* populations (har) to ca. 2.15 in the *kahmanni* population (doj) and the *istrianus* population (rov) (Tab. 6). We found a linear population overlap along a mainly size varying array in direction of the MGPC-1 axis, although the sequence is also mostly influenced by loadings from the tooth variables that direct separation along the second MGPC axis (Fig. 4). Means of M2Br are smallest in population Osthessen (ohe: 1.05 mm) and largest in Rovinj (rov: 1.19 mm), for M3Br the smallest average was again found in Osthessen with 0.69 mm, and the largest in population Banja Bansko (bba) with 0.83 mm. There is a slightly small gap between the *agrarius* pool and both *kahmanni* and *istrianus* samples. The same is true for the individual scores grouped according to subspecies (Fig. 4).

In the bivariate plot of the first canonical variable against CV-2 in the "size-out" analysis, all differences between the populations are blurred as compared to the size-related discrimination described above (Fig. 5). Exactly the same results are gained after adjusting the data with Burnaby's discriminant approach, i. e. when most variation through size differences between populations were removed from the first principal component. Remaining variability left no more clear-cut structure to discriminate among groups (not shown here). Eliminating size from the data by means of both methods yielded clouds of component scores leaving the populations indistinguishable from one another in character space.

Discriminant analysis

A discriminant analysis was performed with populations grouped according to the currently recognized subspecies. Canonical variable functions found are useful to clearly separate between *agrarius*, *istrianus* and *kahmanni*. The *agrarius* group is very well separated from the *istrianus* and *kahmanni* samples, showing small overlap (Fig. 6). As many as 153 of the 158 animals were correctly assigned to the reference subspecies (96.2 %). Problems only occurred with the identification of *istrianus* and *kahmanni*.

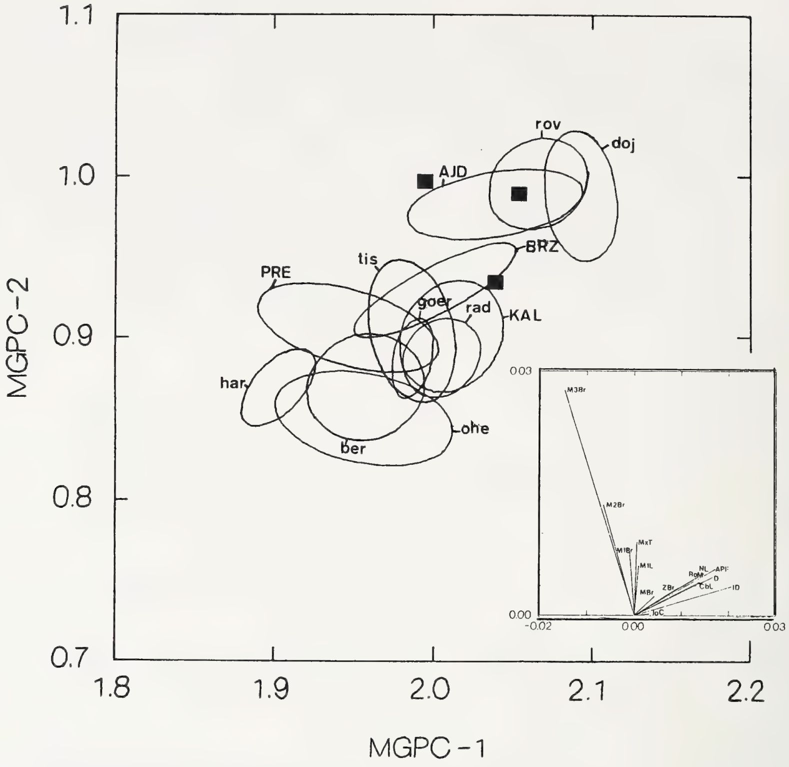


Fig. 4: Bivariate plot of the 95 % confidence ellipses for the sample means of the first two principal component factor scores of 13 populations of *A. agrarius* derived from a multiple-group PCA. The proportion of total variation explained by each component is indicated. The inset illustrates character vectors, based on their respective correlations with these axes.

When the samples were grouped only after their geographic origin, the separation of the three subspecies turned out less clearly (Fig. 7); 12 (19 %) animals were ill-classified, but 48 % could be classified correctly out of 13 populations, showing a high degree of variability. The same result is shown by the Neighbour-Joining tree based on the Mahalanobis distances of individual canonical variable scores from group centroids. Only a separation of the *istrianus/kahmanni* group on the one hand and *agrarius* on the other hand can be ensured. The branching pattern within the *agrarius* group displays no significant evidence.

In general, discriminant analysis is a very useful tool to find or contrast differences between groups. However, a pre-allocation to a certain group should always be based on hard evidence. It is not advisable to introduce information into the calculations that should be confirmed by the following analysis. One should avoid an assignment of individuals to subspecies if the purpose of the analysis is to look for subspecific differentiation. Results of the discriminant analysis therefore should not be taken as affirmative because they are biased by a priori information. In this case multiple group principal component analysis revealed a convergent size shaping of W Slove-

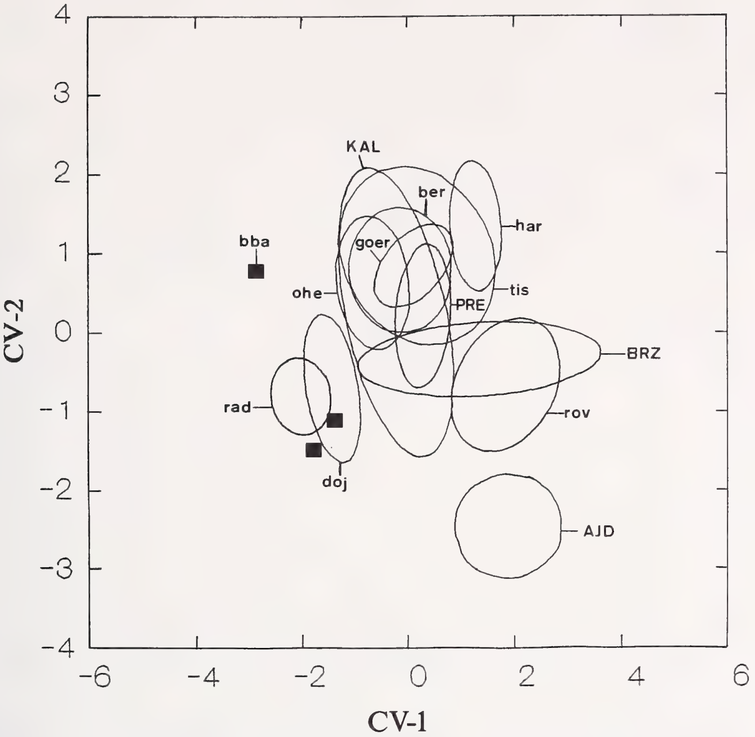


Fig. 5: Bivariate plot of 95 % confidence ellipses for canonical variate scores on the first 2 axes derived from a canonical analysis of the cranial "size-out" variables MGPC-3 through —14 for the 13 populations of *Apodemus agrarius.*

nian and Macedonian populations, not recognized by discriminant analysis. The phenomenon of phenotypically similar populations in disparate geographic areas is well known (Mayr 1975).

Static allometric coefficients

As MGPC-1 accounts primarily for variation in size, its loading reflecting average size-related changes among the samples, mean static allometric coefficients likewise indicate the manner in which different measurements change in relation to overall body size. The allometry values for each of the 14 cranial variables are given in Tab. 3. We used these allometric coefficients to explore components of genetic programs that may underly morphological trait expression and may rule individual growth trajectories within populations or population groups (= subspecies). To address these questions, the static allometric coefficients were used as variables in a discriminant analysis with a priori allocation of individuals to the three presumed subspecies. As a result, each population sample could be distinguished by a unique set of character allometries and their allocation to certain subspecies was with absolute a posteriori certainty. However, plotting the first two canonical variables against each other, we found three groupings (Fig. 8). Midway lie most *agrarius* populations, flanked by the

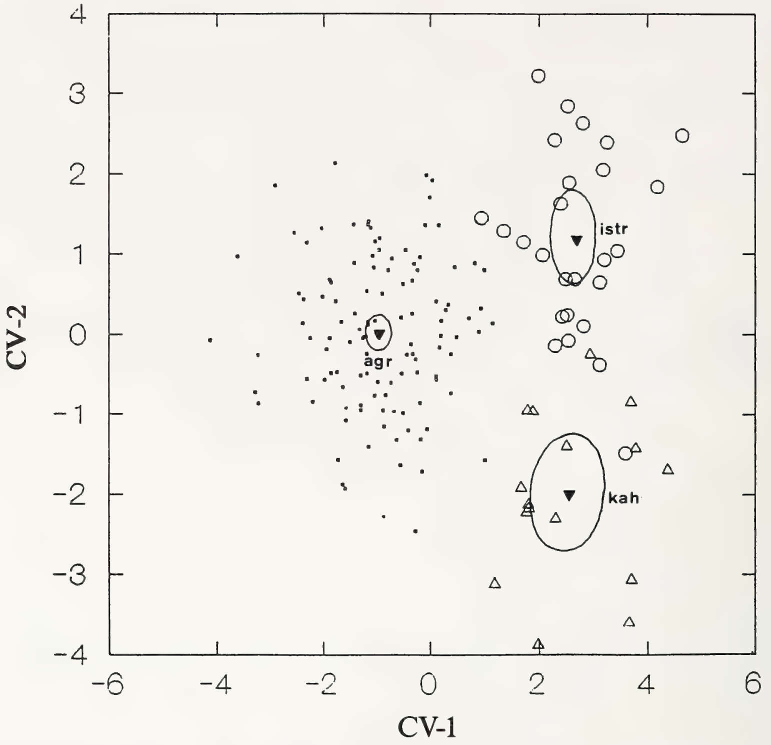


Fig. 6: 95 % confidence ellipses surrounding canonical variate scores of the first two discriminant functions for the three subspecies groups.

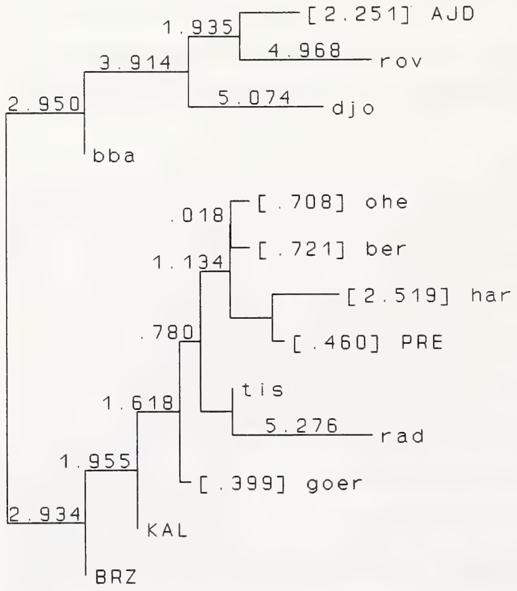

1.935
[2.251] AJD
4.968
rov
3.914
5.074
djo
2.950
bba
.018
[.708] ohe
[.721] ber
1.134
[2.519] har
.780
[.460] PRE
tis
1.618
5.276
rad
1.955
[.399] goer
2.934
KAL
BRZ

Fig. 7: Neighbour-Joining tree based on Mahalanobis D^2 of the morphological distances among the 13 populations of *A. agrarius*.

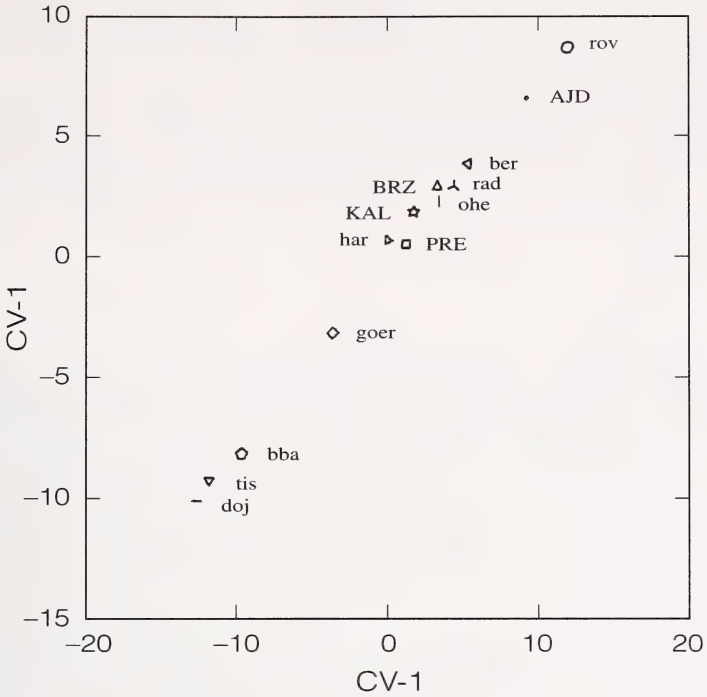


Fig. 8: Plot of the 13 populations against their values for two canonical discriminant functions derived from the populations' mean static allometric coefficients (see text for details).

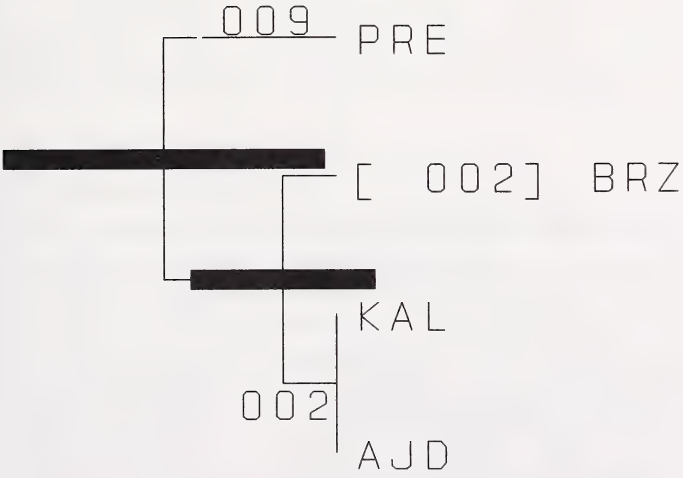


Fig. 9: UPGMA-phenogram based on Nei's unbiased genetic distances between 4 populations.

istrianus populations which rise to higher values, and the *kahmanni* populations with decreasing values on both axes. The latter group also contains the *agrarius* population Tiszacsege (tis) from Hungary.

We again found highly informative allometric relationships to characterize individual populations. Reasons for this may be that *A. agrarius* can quickly adapt its growth to changing environmental conditions. Skull dimensions appear to be very easily transformed when different food ressources are exploited, for instance in urban green areas (Sikorski 1982).

Electrophoretic analysis

Genetic distances (Nei's unbiased standard measure D), sample size per locus, percentage polymorphic loci, and direct-count and expected mean heterozygosity under a Hardy-Weinberg equilibrium are listed in Table 4. Electrophoresis indicates a low level of variation both within and among populations. Of 57 loci analyzed, twenty-seven were fixed for the same allele in all populations screened for protein variation. The remaining variable loci were each polymorphic for two alleles recombined in different genotype frequencies (Tab 6). A third allele (c) of the enzyme Gpt (rf = 38 mm) was detected in all populations but Ajdovscina. On average, we found 1.2 alleles per population.

The number of loci expressing variation within populations ranged from 15.8 % (KAL) to 22.8 % (BRZ), using a 5 % frequency cutoff level. Direct-count heterozygosity per population ranged from 0.057 ± 0.017 in population Ajdovscina to 0.095 ± 0.027 in population Prenzlau. All populations display strikingly low values of genetic distances (D ranges from 0.009 to 0.040).

Values of genetic variation are within the range reported in previous work on *A. agrarius* (Filipucci 1992; Britton-Davidian et al. 1991). The latter authors, who studied *kahmanni* populations from Greece and Bulgaria, especially considered genetic distances as falling within the values generally recorded for subspecific genetic differentiation, whereas Filipucci (1991) contrasted this opinion by stating that "a relatively low value of genetic distance (D = 0.027) was observed among the populations of *A. agrarius*, which are attributed to different subspecies: *A. a. istrianus* and *A. a. agrarius* ...".

We conclude from our findings that genetic variability values clearly demonstrate an amount of genetic differentiation to be found in local populations of a species with a high level of gene flow among conspecific populations. Clusters do not indicate any significant branches among the populations (see error bars in Fig. 9), as must be expected when certain subspecies are involved. A very limited degree of differentiation over its range can often be found in species with distribution patterns of a typical Euro-Siberian faunal element (de Lattin 1967), as *A. agrarius* can be described. Zhao & Lu (1986), for example, reported on a similar mobility variation in serum proteins among Chinese populations of *A. agrarius*. Direct count heterozygosity of population Ajdovscina, however, provides evidence of a genetic discontinuity concerning a highly significantly lowered mean level of gene diversity (one-tailed $t_{[0.01;\,115]} = 4.89$), as compared to the E Slovenian population Brezice, indicating an isolated gene pool.

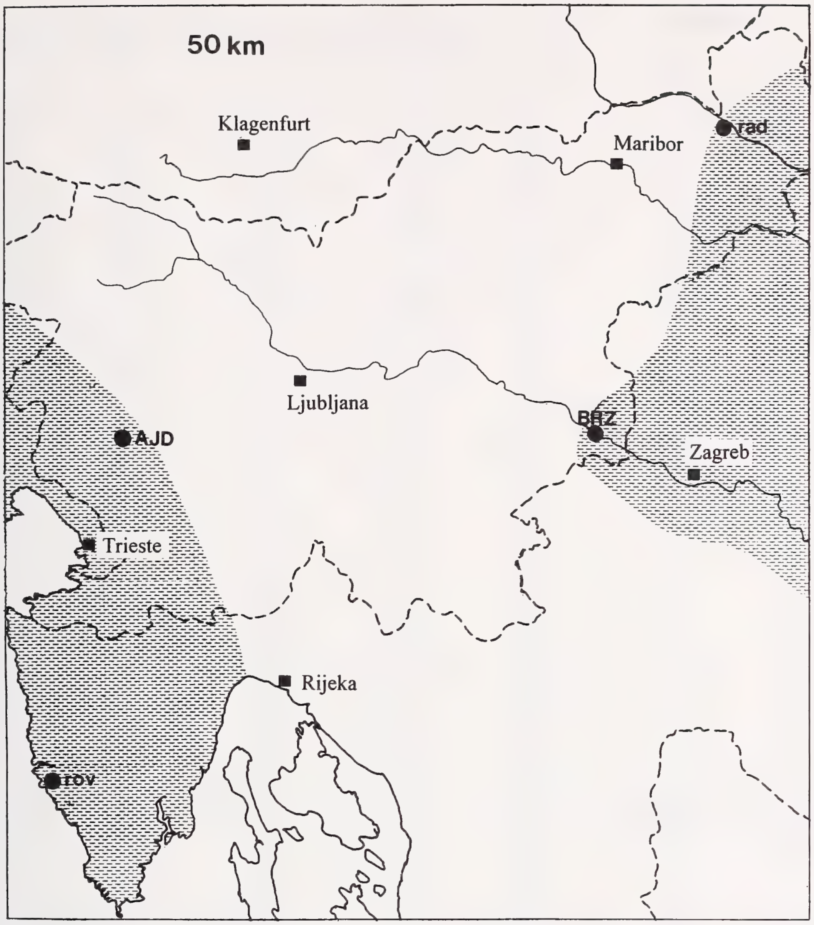


Fig. 10: The samples AJD, rov, BRZ and rad and the local distribution patterns of *A. agrarius* in the northern Balkans (shaded) (after Krystufek 1991 and Petrov 1992).

Mantel test on distance matrices

The relationship between populations of *A. agrarius* in Europe based on morphological, genetical and geographical distances was studied in a subset of four populations. The Mantel test was performed to test for statistical association between three distance matrices. Morphological distance is represented by Mahalanobis D^2 between the 4 populations previously derived from the discriminant analysis of the log-transformed cranial variables. Nei's unbiased genetic standard distance reflects genetic differences, and geographic distances were measured as straight air line distances between localities.

We did not find any high Pearson correlation coefficients to indicate significant intercorrelated associations between matrices. The reason may be the restricted data

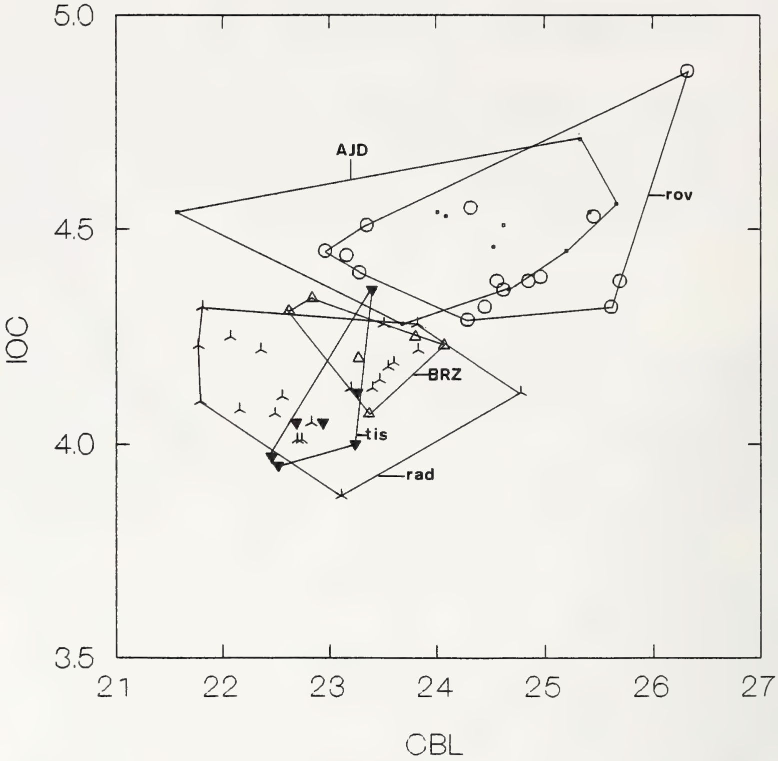


Fig. 11: Scatter diagram of CbL against IoC for W (AJD, rov) and E Slovenian (BRZ, rad) populations of *A. agrarius*.

set of only four populations, including the Slovenian populations BRZ and AJD that show a relatively higher proportion of morphological difference in relation to their actual geographic distances (about 120 km), as compared to the other populations studied (Fig. 10). When CbL is plotted against IoC, W and E Slovenian populations are clearly different (Fig. 11); their morphological divergence is as great as that between German and Macedonian populations (Fig. 7).

Ordinary Mantel test on significance probability of matrix association between morphological and genetic distances between all populations gave over 95 % correlation ($p = 0.0265$), testifying that the the morphological differentiation increases with distance between populations.

Conclusions: body size variation, genetics and systematics

In phenetic analyses of geographic variation, one looks for geographic character patterns which components reflect simple plastic responses to local environmental conditions to clearly distinguish them from fundamental adaptive genetic changes which fit the requirements of the subspecies concept. In this context a first step is

Table 5: Means, standard deviations, coefficients of variation and range of the craniometric measurements within 13 populations of *A. agrarius*.

var.	pop.	mean	sd	cv	min	max
Cbl	KAL	22.90	0.53	0.02	22.25	23.55
	PRE	22.07	1.10	0.05	20.03	23.57
	ber	21.96	0.86	0.04	20.23	23.11
	har	21.46	0.65	0.03	20.13	22.32
	goer	22.65	0.58	0.03	21.53	23.58
	ohe	21.84	1.15	0.05	20.15	23.94
	tis	22.93	0.38	0.02	22.46	23.40
	rad	22.93	0.03	0.04	21.77	24.78
	PRZ	23.33.	0.55	0.02	22.62	24.07
	AJD	24.43	1.14	0.05	21.57	25.41
	rov	24.52	1.01	0.04	22.96	26.32
	bba	23.52	0.11	0.01	23.43	23.64
	doj	24.75	0.46	0.02	23.92	25.29
zBr	KAL	12.30	0.24	0.02	11.97	12.41
	PRE	11.74	0.43	0.04	10.96	12.52
	ber	11.69	0.35	0.03	11.04	12.28
	har	11.38	0.32	0.03	10.86	11.88
	goer	12.11	0.30	0.02	11.66	12.63
	ohe	11.77	0.48	0.04	10.95	12.56
	tis	11.91	0.24	0.02	11.56	12.35
	rad	12.23	0.03	0.03	11.75	13.16
	PRZ	12.33	0.32	0.03	11.78	12.75
	AJD	12.94	0.52	0.04	11.59	13.44
	rov	12.71	0.27	0.02	12.20	13.13
	bba	12.58	0.18	0.01	12.38	12.72
	doj	13.10	0.27	0.02	12.72	13.48
Ioc	KAL	4.13	0.16	0.04	3.87	4.36
	PRE	4.13	0.14	0.03	3.88	4.30
	ber	4.16	0.14	0.03	3.95	4.44
	har	4.04	0.17	0.04	3.66	4.27
	goer	4.09	0.11	0.03	3.93	4.32
	ohe	4.10	0.12	0.03	3.87	4.33
	tis	4.07	0.14	0.03	3.95	4.36
	rad	4.14	0.03	0.03	3.88	4.32
	PRZ	4.23	0.10	0.02	4.07	4.34
	AJD	4.50	0.11	0.03	4.28	4.71
	rov	4.44	0.14	0.03	4.29	4.87
	bba	4.30	0.09	0.02	4.21	4.39
	doj	4.34	0.16	0.04	4.13	4.64
RoM	KAL	4.85	0.22	0.05	4.55	5.23
	PRE	4.86	0.19	0.04	4.42	5.14
	ber	4,76	0.31	0.06	4.29	5.32
	har	4.51	0.18	0.04	4.15	4.83
	goer	4.95	0.19	0.04	4.65	5.38
	ohe	4.74	0.34	0.07	4.17	5.25
	tis	5.05	0.10	0.02	4.93	5.16
	rad	4.95	0.05	0.05	4.63	5.56
	PRZ	5.04	0.14	0.03	4.80	5.19
	AJD	5.45	0.33	0.06	5.02	5.91
	rov	5.29	0.20	0.04	5.02	5.65
	bba	5.05	0.13	0.03	4.97	5.20

Table 5 (continued)

var.	pop.	mean	sd	cv	min	max
	doj	5.40	0.19	0.04	4.55	5.23
NL	KAL	9.35	0.18	0.02	9.01	9.54
	PRE	8.94	0.59	0.07	8.02	9.77
	ber	8.95	0.50	0.06	7.79	9.47
	har	8.64	0.38	0.04	8.01	9.19
	goer	9.22	0.23	0.03	8.73	9.79
	ohe	8.96	0.55	0.06	7.88	10.12
	tis	9.55	0.32	0.03	9.12	10.09
	rad	9.17	0.05	0.05	8.30	10.32
	PRZ	9.45	0.39	0.04	9.01	10.00
	AJD	9.63	0.53	0.06	8.58	10.26
	rov	9.96	0.41	0.04	9.24	10.71
	bba	10.17	0.55	0.05	9.60	10.70
	doj	10.40	0.35	0.03	9.71	11.19
MBr	KAL	9.28	0.17	0.02	8.97	9.49
	PRE	9.14	0.21	0.02	8.81	9.47
	ber	9.01	0.13	0.01	8.75	9.23
	har	9.05	0.27	0.03	8.67	9.45
	goer	9.17	0.19	0.02	8.66	9.48
	ohe	9.00	0.19	0.02	8.78	9.43
	tis	9.18	0.24	0.03	8.82	9.40
	rad	9.28	0.02	0.02	8.98	9.60
	PRZ	9.39	0.16	0.02	9.08	9.56
	AJD	9.67	0.25	0.03	9.21	10.04
	rov	9.67	0.16	0.02	9.27	9.81
	bba	9.72	0.17	0.02	9.58	9.90
	doj	9.75	0.20	0.02	9.48	10.24
M3Br	KAL	0.72	0.04	0.05	0.65	0.76
	PRE	0.77	0.07	0.09	0.60	0.87
	ber	0.72	0.06	0.09	0.54	0.79
	har	0.73	0.03	0.04	0.68	0.79
	goer	0.72	0.05	0.07	0.63	0.79
	ohe	0.69	0.07	0.10	0.52	0.79
	tis	0.75	0.04	0.06	0.71	0.84
	rad	0.71	0.08	0.08	0.54	0.82
	PRZ	0.76	0.02	0.03	0.73	0.79
	AJD	0.80	0.05	0.06	0.73	0.90
	rov	0.80	0.06	0.07	0.71	0.87
	bba	0.83	0.07	0.08	0.76	0.90
	doj	0.79	0.08	0.10	0.68	0.90
ID	KAL	1.27	0.05	0.04	1.20	1.33
	PRE	1.16	0.12	0.10	1.01	1.36
	ber	1.24	0.07	0.06	1.09	1.33
	har	1.16	0.09	0.08	1.03	1.31
	goer	1.26	0.05	0.04	1.20	1.36
	ohe	1.23	0.11	0.09	1.01	1.39
	tis	1.21	0.04	0.03	1.17	1.28
	rad	1.24	0.05	0.05	1.09	1.33
	PRZ	1.23	0.05	0.04	1.17	1.31
	AJD	1.30	0.11	0.09	1.14	1.50
	rov	1.42	0.06	0.04	1.31	1.52

Table 5 (continued)

var.	pop.	mean	sd	cv	min	max
	bba	1.36	0.05	0.04	1.31	1.41
	doj	1.47	0.05	0.03	1.41	1.58
M1L	KAL	2.17	0.13	0.06	1.93	2.29
	PRE	2.14	0.06	0.03	2.07	2.29
	ber	2.01	0.09	0.05	1.80	2.15
	har	2.07	0.12	0.06	1.93	2.31
	goer	2.09	0.07	0.03	1.96	2.20
	ohe	2.02	0.12	0.06	1.82	2.26
	tis	1.97	0.06	0.03	1.85	2.01
	rad	2.01	0.05	0.05	1.85	2.26
	PRZ	2.18	0.17	0.08	1.96	2.45
	AJD	2.23	0.08	0.04	2.07	2.37
	rov	2.29	0.12	0.05	2.10	2.50
	bba	2.04	0.05	0.02	1.99	2.07
	doj	2.14	0.12	0.06	1.96	2.37
M1Br	KAL	1.18	0.04	0.03	1.17	1.22
	PRE	1.17	0.04	0.04	1.09	1.25
	ber	1.16	0.05	0.04	1.09	1.22
	har	1.18	0.04	0.04	1.06	1.22
	goer	1.17	0.04	0.03	1.10	1.22
	ohe	1.18	0.05	0.04	1.12	1.31
	tis	1.20	0.03	0.02	1.17	1.22
	rad	1.21	0.04	0.04	1.09	1.31
	PRZ	1.19	0.03	0.03	1.14	1.22
	AJD	1.26	0.03	0.03	1.22	1.31
	rov	1.28	0.05	0.04	1.22	1.39
	bba	1.20	0.03	0.02	1.17	1.22
	doj	1,24	0.06	0.05	1.14	1.36
M2Br	KAL	1.08	0.02	0.02	1.06	1.09
	PRE	1.10	0.06	0.06	0.93	1.14
	ber	1.07	0.04	0.04	1.01	1.14
	har	1.11	0.04	0.04	1.03	1.20
	goer	1.08	0.05	0.04	1.03	1.17
	ohe	1.05	0.06	0.06	0.87	1.12
	rad	1.05	0.05	0.05	0.95	1.14
	PRZ	1.13	0.03	0.02	1.09	1.17
	AJD	1.16	0.03	0.03	1.12	1.22
	rov	1.19	0.05	0.04	1.14	1.33
	bba	1.12	0.03	0.02	1.09	1.14
	doj	1.13	0.05	0.05	1.03	1.20
APF	KAL	4.86	0.25	0.05	4.58	5.30
	PRE	4.58	0.36	0.08	3.95	5.12
	ber	4.45	0.18	0.04	4.18	4.70
	har	4.21	0.14	0.03	3.97	4.39
	goer	4.53	0.26	0.06	4.05	5.03
	ohe	4.33	0.33	0.08	3.87	5.09
	tis	4.64	0.07	0.02	4.56	4.79
	rad	4.77	0.05	0.05	4.40	5.33
	PRZ	4.69	0.28	0.06	4.28	5.01
	AJD	4.90	0.34	0.07	4.30	5.29
	rov	5.12	0.36	0.07	4.66	5.74

Table 5 (continued)

var.	pop.	mean	sd	cv	min	max
	bba	4.80	0.09	0.02	4.72	4.89
	doj	5.12	0.21	0.04	4.78	5.48
MxT	KAL	3.67	0.13	0.03	3.50	3.83
	PRE	3.71	0.78	0.02	3.58	3.86
	ber	3.67	0.08	0.02	3.54	3.80
	har	3.65	0.17	0.05	3.32	3.93
	goer	3.68	0.14	0.04	3.42	3.97
	ohe	3.59	0.17	0.05	3.27	3.84
	tis	3.63	0.14	0.04	3.44	3.85
	rad	3.80	0.03	0.03	3.62	4.01
	PRZ	3.70	0.06	0.02	3.63	3.79
	AJD	3.95	0.15	0.04	3.80	4.23
	rov	3.94	0.15	0.04	3.75	4.22
	bba	3.94	0.11	0.03	3.84	4.05
	doj	4.05	0.14	0.03	3.82	4.27
D	KAL	7.11	0.29	0.04	6.82	7.64
	PRE	6.73	0.34	0.05	6.09	7.32
	ber	7.53	0.40	0.06	5.79	6.99
	har	6.17	0.21	0.03	5.78	6.50
	goer	7.78	0.20	0.03	6.48	7.10
	ohe	6.56	0.43	0.07	5.93	7.29
	tis	6.86	0.14	0.02	6.75	7.15
	rad	7.08	0.04	0.04	6.69	7.73
	PRZ	7.17	0.31	0.04	6.81	7.62
	AJD	7.26	0.45	0.06	6.11	7.82
	rov	7.41	0.44	0.06	6.60	8.20
	bba	7.17	0.25	0.03	7.01	7.45
	doj	7.56	0.23	0.03	7.16	7.80

KAL: Zehlau, Kaliningrad area, GUS (n = 7); PRE: Prenzlau, Brandenburg, Germany (n = 12); ber: Berlin, Germany (n = 13); har: Harz, Lower Saxony, Germany (n = 15); goer: Görlitz, Saxony, Germany (n = 18); ohe: Osthessen, Germany (n = 16); tis: Tiszacsege, Hortobagy, Hungary (n = 7); rad: Radenci, Mura rijeka, Slovenia (n = 21); BRZ: Brezice, Slovenia (n = 6); AJD: Ajdovscina, Slovenia (n = 11); rov: Rovinj, Croatia (n = 15); bba: Banja Bansko, Macedonia (n = 3); doj: Lake Dojran, Macedonia (n = 13).

Table 6: List of loci, electrophoretic mobility (rf-values [mm]) and interpreted genotypes detected in the 4 populations of *A. agrarius.*

locus	genotypes	mobility [rf]	Prenzlau (n = 16)	Brezice (n = 15)	Kaliningrad (n = 8)	Ajdovscina (n = 14)
			observed numbers			
Acon1-1	AA	—2	8	8	0	2
	AB		5	4	4	2
	BB	—8	3	3	4	9
Prot 3	AA	57	4	13	7	12
	AB		9	2		1
	BB	61	0	0		0
Dia-2	AA	40	2	3	2	4
	AB		8	4	3	5
	BB	46	6	7	3	4
Est-1	AA	17	3	6	1	7
	AB		9	7	7	6
	BB	24	4	2	0	1
Est-2	AA	45	4	3	8	10
	AB		5	6		1
	BB	54	0	3		0
Est-3	AA	69	14	12	8	11
	AB		1	2		1
	BB	74	0	1		0
Glo	AA	—14	7		1	2
	AB		3		3	1
	BB	—18	5	6	2	8
Gpt	AA	17	0	3	1	4
	AB		4	2	3	6
	AC		1	0	0	4
	BB	27	6	2	4	0
	BB	27	6	2	4	0
	BC		5	7	0	0
	CC	38	0	1	0	0
Me-2	AA	20	0	13	7	11
	AB		4	2	1	2
	BB	27	11	0	0	0
Mdh-1	AA	48	16	15	4	14
	AB				4	
	BB	55			0	
Mpi	AA	26	3	11	8	
	AB		13	4		
	BB	33	0	0		
Pep-3	AA	58		3	2	4
	AB			2	0	4
	BB	62		7	4	1
Pgm-1	AA	4	11	8	5	8
	AB		5	7	3	5
	BB	10	0	0	0	0
Tat-1	AA	51	2	5	3	4
	AB		1	2		3
	BB	59	1	3		2
Xdh	AA	16	5	0		2
	AB		2	2		3
	BB	22	0	1	4	1
monomorphic loci						
Acon-2	AA	—14	15	11	6	11
Acph	AA	—19	16	15	8	14
Ada	AA	85	16	15	8	14
Adh	AA	—32	16	15	8	14
Ak	AA	6	16	15	8	14
Apk	AA	7	16	15	8	14
Ca	AA	—15	16	15	8	14
Ck	AA	18	16	15	8	14
Eno	AA	4	16	15	8	14
Fum	AA	—11	16	15	8	14
Ga3pdh	AA	—8	16	15	8	14
Gd	AA	23	15	15	8	14

Table 6 (continued).

locus	genotypes	mobility [rf]	Prenzlau (n = 16)	Brezice (n = 15)	Kaliningrad (n = 8)	Ajdovscina (n = 14)
			observed numbers			
Gda	AA	72	16	15	8	14
Glur	AA	19	8	5	4	3
Glutdhp	AA	43	16	15	8	14
Got-1	AA	27	16	15	8	14
Got-2	AA	—20	16	15	8	14
Gox	AA	40	12	10	5	8
Gpdh	AA	32	16	15	8	14
Gsr	AA	—4	16	15	8	14
Hbdh	AA	25	8	8	6	12
Hk	AA	55	16	15	8	14
Idh-1	AA	25	16	15	8	14
Idh-2	AA	56	16	15	8	14
Ipo-1	AA	33	16	15	8	14
Ipo-2	AA	—26	16	15	8	14
Ldh-1	AA	18	16	15	8	14
Ldh-2	AA	73	16	15	8	14
Mdh-2	AA	—25	16	15	8	14
Me-1	AA	10	16	15	8	14
Np	AA	53	16	15	8	14
Pep-1	AA	24	16	15	8	14
Pep-2	AA	43	16	13	8	14
Per	AA	35	16	15	8	14
6-Pgdh	AA	—11	16	15	8	14
Pgi	AA	19	16	15	8	14
Pgm-2	AA	—8	16	15	8	14
Pk	AA	—7	16	15	8	14
SorDh	AA	4	16	15	8	14
Sucdh	AA	35	16	10	7	14
Tat-2	AA	—35	11	14	6	12
Tpi	AA	36	16	15	8	14

to part morphometrical variation into size and shape components. Size is more likely to be affected by fluctuations of the external environment, whereas differences in body proportions generally provide more reliable indications of internal, genetically controlled, shape building processes (Boone et al. 1993).

To establish subspecies as infraspecific evolutionary units one ought to find genetic divergence. From the genetical point of view colonization events in historical times can be invoked to explain the low degree of genetic differentiation. *A. agrarius* is supposed to have expanded its range into western Europe from eastern central settlements since about 7000 A. D. (Böhme 1978). Time to diverge in the newly occupated areas has therefore been too short to generate genetic variation that can be detected with genetic distance measures. Gene flow across the populations has probably never been interrupted so long. In this study we found significantly reduced heterozygosity within the W Slovenian population (AJD) as an indication of recent isolation and the potential for evolutionary independence.

Looking at heritable portions within morphological traits some features of the dentition (M2Br, M3Br) seem to be relatively stable against modificatory adaptability of skull dimensions. Molars have equal size in *kahmanni* and *istrianus* populations, and these population groups which have no geographical contact are possibly expressing similar genetical characteristics that must have been developed independently in both gene pools.

The most obvious fact from our study is a clinal size variation that increases from north to south with W Slovenian and Macedonian populations showing about the same size. These populations have been named as subspecies *istrianus* (Krystufek 1985) and *kahmanni* (Malec & Storch 1963). We actually cannot follow the argumentation of Kahmann & Einlechner (1992), based solely on size criteria, to synonymize the subspecies *istrianus* with *kahmanni*, because there exists a distributional gap in Istria (Fig. 10) documented by Krystufek (1985, 1991), but a continuous distribution from E Slovenia to Macedonia (Petrov 1992). From our point of view, *kahmanni* simply could be the final chain-element of a clinal size variation that suffers from nongenetical environmental impact (see Fig. 8: similar allometric growth of Hungarian and Macedonian populations). Considering *istrianus*, there is enough geographical, morphological and genetic divergence to warrant subspecific nomination of the NE Italian and W Slovenian populations as *A. a. istrianus*.

To test the hypothesis that *kahmanni* is part of the *agrarius* gene pool and that *istrianus* is an isolated population group with subspecific status, it may be useful to investigate craniometrically and electrophoretically samples originating from the area between E Slovenia and Macedonia.

Acknowledgements

Many thanks to Dr. B. Krystufek, Ljubljana, for the loan of specimens, his kind help in the field and his and his family's great hospitalty. Dr. H.-K. Nettmann and Prof. Dr. D. Mossakowski, Bremen, allowed one of us (H. M.) to join their excursion to the Kaliningrad area, GUS, in spring 1994. We thank Dr. H. Ansorge, Görlitz, for the loan of specimens and Dr. R. Hutterer, Bonn, for providing access to specimens under his care, for support of this study and fruitful discussions. We thank Dr. G. Storch, Frankfurt, for the generous loan of paratypes. Dr. H.-J. Pelz, Münster, lent us material from his private collection from Osthessen. Thanks also to Mrs. J. Helbeck, Wuppertal, for checking the English language.

Zusammenfassung

An Stichproben von 13 europäischen Populationen der Brandmaus aus Deutschland, GUS, Slovenien, Kroatien, Mazedonien und Ungarn wurden 14 Schädelmaße für eine multivariate morphometrische Analyse (Mehrfach-Gruppen-Hauptkomponentenanalyse, lineare Diskriminanzanalyse, statische Allometriekoeffizienten) genutzt, um morphologische Differenzierungen aufzuzeigen, auf deren Grundlage die bisherige infraspezifische Gliederung der Art dikutiert wird. Außerdem wurden 4 Populationen enzymelektrophoretisch untersucht (Berechnung genetischer Abstände auf der Basis von 57 Enzymloci), um ein genetisches Korrelat zur morphologischen Variabilität zu bekommen, mit dem das Ausmaß des Genflusses zwischen den Populationen abzuschätzen ist. Anhand dieser enzymphänotypisch bzw. über Proportionalitätsänderungen der kraniometrischen Variablen aufzeigbaren Unterschiede wird die Nützlichkeit subspezifischer Abgrenzungen unter dem Aspekt evolutiver Eigenentwicklungen infolge geographischer Isolation bzw. unterschiedlicher Besiedlungsfolgen untersucht. *A. agrarius* weist eine nur geringe genetische Variabilität auf, die kaum Rückschlüsse auf subspezifische Differenzierungen zuläßt. Die morphologische Analyse zeigte vor allem größenabhängige Differenzierungen mit vermutlich modifikatorisch bedingten Ausprägungen, welche als Grundlage für die bisherige subspezifische Gliederung dienten. Alle festgestellten Einzelbefunde deuten darauf hin, daß *A. agrarius kahmanni* aus Mazedonien Kontakt zu Populationen der Nominatform hat und wahrscheinlich lediglich das Endglied einer klinalen Größenzunahme in nord-südlicher Richtung darstellt. Dagegen ist *A. agrarius istrianus* aus Slovenien

von dem restlichen Verbreitungsgebiet der Art getrennt, was in einem hochsignifikant herabgesetzten Heterozygotiegrad und einer deutlich morphologischen Differenzierung, konvergent zu *A. a. kahmanni*, zum Ausdruck kommt.

References

Adamczewska-Andrzejeska, K. (1973): Growth, variations and age criteria in *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771). — Acta Theriol. 18: 353—394.

Aebersold, P. B., G. A. Winans, D. J. Teel, G. B. Milner & F. M. Utter (1987): Manual for Starch Gel Electrophoresis: A Method for the Detection of Genetic Variation. — NOAA Technical Report NMFS 61, 19pp.

Aala, F. J., J. R. Powell, M. L. Tracey, C. A. Mourao & S. Perez-Salas (1972): Enzyme variabilty in the *Drosophila willistoni* group. IV. Genetic variation in natural populations of *Drosophila willistoni*. — Genetics 70: 113—139.

Böhme, W. (1978): *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771). — Pp. 368—381 in: Niethammer J. & F. Krapp (Ed.), Handbuch der Säugetiere Europas Bd. 1, Nagetiere 1. Wiesbaden.

Bookstein, F., B. Chernoff, R. Elder, J. Humphries, G. Smith & R. Strauss (1985): Morphometrics in evolutionary biology. — Spec. Publ. 15, Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 277 p.

Boone, J. L., J. Laerm & M. H. Smith (1993): Taxonomic status of *Peromyscus gossypinus anastasae* (Anastasia Island Cotton Mouse). — J. Mamm. 74: 363—375.

Bonhomme, F., J. Catalan, J. Britton-Davidian, V. M. Chapman, K. Moriwaki, E. Nevo & L. Thaler (1984): Biochemical diversity and evolution in the genus *Mus*. — Biochem. Genet. 22: 275—303.

Brewer, G. J. (1970): An introduction to isoenzyme techniques. — Academic Press, New York.

Britton-Davidian, J. (1993): Starch gel electrophoresis in vertebrates. — Methods in Enzymology 224: 98—112.

Britton-Davidian, J., M. Vahdati, F. Benmehdi, P. Gros, V. Nancé, H. Croset, S. Guerassimov & C. Triantaphyllidis (1991): Genetic differentiation in four species of *Apodemus* from Southern Europe: *A. sylvaticus*, *A. flavicollis*, *A. agrarius* and *A. mystacinus*. — Z. Säugetierk. 56: 25—33.

Bulatova, N. S., R. S. Nadjafova & A. I. Kozlovsky (1991): Cytotaxonomic analysis of species of the genera *Mus*, *Apodemus* and *Rattus* in Azerbaijan. — Z. zool. Syst. Evol.-Forsch. 29: 139—153.

Burnaby, T. P. (1966): Growth-invariant discriminant functions and generalized distances. — Biometrics 1966: 96—110.

Catzeflis, F., J.-D. Graf, J. Hausser & P. Vogel (1982): Comparaison biochimique des musaraignes du genre *Sorex* en Europe occidentale (Soricidae, Mammalia). — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 20: 223—233.

Csaikl, F. (1985): Screening of guinea pig strains for electrophoretic isoenzyme polymorphisms. — Genet. Res., Camb. 47: 53—57.

Csaikl, F. (1984): Electrophoretic comparison of Syrian and Chinese hamster species. — Heredity 52: 141—144.

Csaikl, F., W. Engel & J. Schmidtke (1980): On the biochemical systematics of three *Apodemus* species. — Comp. Biochem. Physiol. 65 B: 411—414.

de Lattin, G. (1967): Grundriss der Zoogeographie. — G. Fischer, Jena.

Dixon, W. J. (1990): BMDP statistical software. — University of California Press, Berkeley.

Djulic, B. & Z. Vidinic (1964): Frekvencija melih sisavaca u sumama Istre i njihove preliminarne karakteristike. — Krs Jug. Zagreb 4: 113—170.

Filipucci, M. G. (1992): Allozyme variation and divergence among European, Middle Eastern and North African species of the genus *Apodemus*, (Rodentia, Muridae). — Israel J. Zool. 38: 193—218.

Filipucci, M. G., G. Nascetti, E. Capanna & L. Bullini (1987): Allozyme variation and systematics of European moles of the genus *Talpa* (Mammalia, Insectivora). — J. Mamm. 68: 487—499.

Geiger, H. J. (1990): Enzyme electrophoretic methods in studies of systematics and evolutionary biology of butterflies. — Pp. 397—463 in Kudrna, O. (ed.), Butterflies of Europe, vol. 2: Introduction to Lepidopterology. Aula, Wiesbaden.

Gemmeke, H. (1980): Proteinvariation und Taxonomie in der Gattung *Apodemus* (Mammalia, Rodentia). — Z. Säugetierk. 45: 348—365.

Gill, A., B. Petrov, S. Zivkovic & D. Rimsa (1987): Biochemical comparisons in Yugoslavian rodents of the families Arvicolidae and Muridae. — Z. Säugetierk. 52: 247—256.

Gould, S. J. (1966): Allometry and size in ontogeny and phylogeny. — Biol. Rev. 41: 587—640.

Graf, J.-D. & A. Meylan (1980): Polymorphisme chromosomique et biochimique chez *Pitymys multiplex* (Mammalia, Rodentia). — Z. Säugetierk. 45: 133—148.

Harris, H. & D. A. Hopkinson (1978): Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. — North-Holland Publ., Amsterdam.

Hartl, G. B. & H. Höger (1986): Biochemical variation in purebred and crossbred strains of domestic rabbits (*Oryctolagus cuniculus* L.). — Genet. Res., Camb. 48: 27—34.

Hartl, G. B., F. Suchentrunk, R. Willing, J. Markowski & H. Ansorge (1992): Inconsistency of biochemical evolutionary rates affecting allozyme divergence within the genus *Apodemus* (Muridae: Mammalia). — Biochem. Syst. Ecol. 20: 363—372.

Hartl, G. B., R. Willing, M. Grillitsch & E. Klansek (1988): Biochemical variation in Mustelidae: are carnivores genetically less variable than other mammals. — Zool. Anz. 221: 81—90.

Hartl, G. B., R. Willing & F. Suchentrunk (1990): On the biochemical systematics of selected mammalian taxa: empirical comparison of qualitative and quantitative approaches in the evaluation of protein electrophoretic data. — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 28: 191—216.

Humphries, J. M. (1984): *Cyprinodon verecundus*, n. sp., a fifth species of pupfish from Laguna Chichancanab. — Copeia 1: 55—68.

Humphries, J. M., F. L. Bookstein, B. Chernoff, G. R. Smith, R. L. Elder & S. G. Poss (1981): Multivariate discrimination by shape in relation to size. — Syst. Zool. 30: 291—308.

Jolicoeur, P. & J. E. Mosimann (1960): Size and shape variation in the painted turtle. A principal component analysis. — Growth 24: 339—354.

Kahmann, H. (1961): Beiträge zur Säugetierfauna der Türkei: 2. Die Brandmaus (*Apodemus agrarius* Pallas 1774) in Thrakien und die südeuropäische Verbreitung der Art. — Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Ser. B 26: 87—106.

Kahmann, H. & J. Einlechner (1992): Über die Brandmaus *Apodemus agrarius istrianus* Krystufek 1985. — Säugetierk. Mitt. 34: 11—22.

Krystufek, B. (1985): Variability of *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) (Rodentia, Mammalia) in Yugoslavia and some data on its distribution in the northwestern part of the country. — Biol. Vestn. 33: 27—40.

Krystufek, B. (1991): Sesalci Slovenije. — Ljubiljana (Slovenian).

Liu, C., W. Wu, S. Guo & J. Meng (1991): [A study of the subspecies classification of *Apodemus agrarius* in eastern continental China]. — Acta theriol. sin. 11: 294—299 (Chinese with Engl. summary).

Long, A. D. (1993): A correction for allele frequency estimates derived from isofemale lines. — Biochem. Genetics 31: 61—74.

Leamy, L. & D. Bradley (1982): Static and growth allometry of morphometric traits in randombred house mice. — Evolution 36: 1200—1212.

Lehmann, E. v. (1970): Zur Taxonomie der westeuropäischen Brandmaus, *Apodemus agrarius henrici* ssp. nova. — Säugetierk. Mitt. 18: 154—156.

Malec, F. & G. Storch (1963): Kleinsäuger (Mammalia) aus Makedonien, Jugoslawien. — Senckenbergiana biol. 44: 115—173.

Manly, B. F. J. (1991): Randomization and Monte Carlo methods in biology. — Chapman & Hall, London.

Mantel, N. (1967): The detection of desease clustering and a generalized regression approach. — Cancer Res. 27: 209—220.

Mayr, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. — Parey, Hamburg.

Murphy, R. W., J. W. Sites, D. G. Buth & C. H. Haufler (1990): Proteins I: Isoenzyme electrophoresis. — Pp. 45-126 in Hillis, D. M. & C. Moritz, eds.: Molecular systematics. Sinauer Associates, Sunderland, Massachuchetts.

Musser, G. G. & M. D. Carleton (1993): Family Muridae. — Pp. 501—755 in Wilson, D. E. & D. M. Reeder, eds.: Mammal Species of the World. Smithsonian Inst. Press, Washington.

Neff, N.A. & G. R. Smith (1979): Multivariate analysis of hybrid fishes. — Syst. Zool. 28: 176—196.

Nei, M. (1978): Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. — Genetics 89: 583—590.

Nei, M. (1987): Molecular evolutionary genetics. — Columbia Univ. Press, New York.

Nei, M., J. C. Stephens & N. Saitou (1985): Methods for computing the standard error of branching points in an evolutionary tree and their application to molecular data from humans and apes. — Mol. Biol. Evol. 2: 66—85.

Niethammer, J. (undated): Zur innerartlichen Differenzierung der Brandmaus (*Apodemus agrarius*) in Europa. — Unpubl. manuscript, 2 pp. Archives ZFMK.

Ondrias, J. (1966): The taxonomy and geographical distribution of the rodents of Greece. - Säugetierk. Mitt. 14: 1—136.

Owen, J. G. & M. A. Chmielewski (1985): On canonical variates analysis and the construction of confidence ellipses in systematic studies. — Syst. Zool. 34: 366—374.

Patton, J. L. & M. F. Smith (1990): The evolutionary dynamics of the pocket gopher *Thomomys bottae*, with emphasis on California populations. — Univ. California Zool. 123: 1—161.

Petrov, B. M. (1992): Mammals of Yugoslavia — Insectivores and Rodents. — Nat. His. Mus. Belgrade, Suppl. 37: 1—186.

Rohlf, F. J. (1990): NTSYS-pc, Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. — Exeter Software, New York.

Richardson, B. J., P. R. Baverstock & M. Adams (1986): Allozyme electrophoresis (a handbook for animal systematics and population studies). — Academic Press, New York.

Sala, B. (1974): Nuovi dati su *Apodemus agrarius* (Pallas) del Friuli. — Boll. Soc. Nat. "Silvia Szenari", Pordenone 5: 40—50.

Selander, R. K., M. H. Smith, S. Y. Yang, W. E. Johnson & J. B. Gentry (1971): Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the Oldfield mouse (*Peromyscus polionotus*). — Studies in Genetics VI. Univ. Texas Publ. 7103: 49—89.

Shaw, C. R. & S. K. Jain (1970): Starch gel electrophoresis of enzymes. A compilation of recipes. — Biochem. Genetics 4: 297—320.

Shea, B. T. (1985): Bivariate and multivariate growth allometry: statistical and biological considerations. — J. Zool. 206: 367—390.

Sikorski, M. D. (1987): Non-metrical divergence of isolated populations of *Apodemus agrarius* in urban areas. — Acta theriol. 27: 169—180.

Smith, M. F. & J. L. Patton (1988): Subspecies of pocket gophers: causal bases for geographic differenentiation in *Thomomys bottae*. — Syst. Zool. 37: 163—178.

Smithies, O. (1955): Zone electrophoresis in starch gels: group variations in the serum proteins of normal individuals. — Biochem. J. 61: 629—641.

Sneath, P. H. A. & R. R. Sokal (1973): Numerical taxonomy. — Freeman, San Francisco.

Soldatovic, B., B. Djulic, I. Savic & D. Rimsa (1971): Chromosomes of two species of the genus *Apodemus* (*A. agrarius* and *A. mystacinus* — Mammalia, Rodentia) in Yugoslavia. — Arh. Biol. Nauk., Belgrad 21: 27—32.

Somers, K. M. (1986): Multivariate allometry and removal of size with principal component analysis. — Syst. Zool. 35: 359—368.

Strauss, R. E. (1985): Evolutionary allometry and variation in body form in the South American catfish genus *Corydoras* (Callichthydidae). — Syst. Zool. 34: 381—396.

Strauss, R. E. & F. L. Bookstein (1982): The truss: body form reconstructions in morphometrics. — Syst. Zool. 31: 113—135.

Swofford, D. L. & R. B. Selander (1981): BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. — Heredity 72: 281—283.

Thorpe, R. S. (1976): Biometric analysis of geographic variation and racial affinities. — Biol. Rev. 51: 407—452.

Thorpe, R. S. (1988): Multiple group principal component analysis and population differentiation. — J. Zool. 216: 37—40.

Thorpe, R. S. & L. Leamy (1983): Morphometric studies in inbred and hybrid house mice (*Mus* sp.): multivariate analysis of size and shape. — J. Zool. 199: 421—432.

Wang, Y. (1985): Subspecific classification and distribution of *Apodemus agrarius* in Sichuan, China. — Pp. 86—89 in: Kawamichi, T., ed., Contemporary mammalogy in China and Japan. Mammal. Soc. Japan.

Wilkinson, L. (1990): The system for statistics. — Evanston, Systat Inc.

Zhao, X. & H. Lu (1986): [Comparative observations of several biochemical indexes of *Apodemus agrarius pallidior* and *Apodemus agrarius ninpoensis* of the striped backed field mice]. — Acta zool. sin. 30: 99—102. (Chinese with Engl. summary).

Zulian, E. (1987): Reperti sulla distribuzione e sulla biologia di *Apodemus agrarius* (Pallas) (Rodentia, Muridae) nell'Italia nord-orientale. — Lavori Soc. Ven. Sc. Nat. 12: 133—147.

Dr. Axel Hille, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn. — Holger Meinig, Universität Bielefeld, Verhaltensphysiologie, AG Prof. Dr. Roland Sossinka, Postfach 100131, D-33501 Bielefeld.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 233—247	Bonn, Juni 1996

Jugendentwicklung der Brandmaus *Apodemus agrarius* (Mammalia: Muridae), im Vergleich zu anderen Arten der Gattung

H.-J. Pelz, H. Gemmeke, R. Hutterer & U. Jüdes

Abstract. Based on 98 litters with 402 individuals we describe the postnatal development of the striped field mouse *Apodemus agrarius* and compare it with the postnatal development of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* (38 litters with 166 individuals). Morphological and anatomical changes were recorded during the first weeks of life as well as the ontogenesis of behaviour. We found that different maintenance conditions had a strong effect on the growth patterns. At birth the mean body mass of *A. agrarius* is 1.9 g, with a head and body length of 32 mm. The period of rapid linear growth of body mass continues for about 30 to 35 days, and for the head and body length for about 21 days. Eyes open between day 9 to 11 after birth. Weaning commences on day 15. The smaller *A. sylvaticus* shows a similar growth pattern. Different from *A. agrarius* the development of visual senses is retarded in *A. sylvaticus* whereas some reflexes appear earlier. It is suggested that these developmental differences as well as behavioural differences of the adults (hectic versus prudent) are adaptations to life styles and habitat structures of these and other *Apodemus* species studied so far.

Key words. Rodentia, Muridae, *Apodemus*, striped field mouse, wood mouse, postnatal development.

Einleitung

Die Nachzucht der Brandmaus (*Apodemus agrarius*) in Gefangenschaft gilt als schwierig (Will & Reichstein 1972) und gelang bisher selten (Böhme 1978). Während die Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*) auch unter Laborbedingungen im Makrolonkäfig gut gezüchtet werden kann, kommt die Brandmaus unter diesen Haltungsbedingungen nur selten zur Fortpflanzung. Bei Terrarienhaltung und abwechslungsreicher Ernährung gelang es allerdings Will & Reichstein (1972) und Elvers & Elvers (1990), Freilandfänge zur Fortpflanzung in Gefangenschaft zu bringen.

Die relativ aufwendigen Haltungsvoraussetzungen mögen ein Grund dafür sein, daß die Jugendentwicklung der Brandmaus bis heute kaum dokumentiert ist. Die hier vorgelegten Daten zur Jugendentwicklung basieren auf Laborzuchten, die die Autoren bereits Ende der 70er und Anfang der 80er Jahre unabhängig voneinander am Zoologischen Institut der Universität Bonn, am Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig in Bonn, am Institut für die Pädagogik der Naturwissenschaften an der Universität Kiel und am Institut für Nematologie und Wirbeltierkunde der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft in Münster unterhalten haben.

Ziel der Arbeit ist es, die Jugendentwicklung von *A. agrarius* zu dokumentieren und mit der weiterer Arten dieser Gattung zu vergleichen. Dazu werden eigene Zuchtdaten (Pelz) für *A. sylvaticus* herangezogen, ergänzt durch Eriksson (1980), Gurnell & Rennolls (1983), Quéré & Vincent (1987) und Frynta & Žižková (1992). Für den

Vergleich mit *A. flavicollis*, *A. mystacinus*, *A. semotus* und *A. argenteus* haben wir auf Daten von Dieterlen (1965), Standke (1973), Fujimaki (1978), Ising & Niethammer (1979), von Groll (1988), Lin et al. (1993) und Koyama (1994) zurückgegriffen.

Material und Methoden

Die für die Zuchten in Bonn und Münster verwendeten Brandmäuse waren in Osthessen und Ostwestfalen gefangen worden, die in Kiel gezüchteten Brandmäuse stammten aus Fängen in Ostholstein. Die Waldmäuse stammten aus dem Rheinland und wurden in Bonn und Münster gezüchtet. Insgesamt wurden 98 Würfe der Brandmaus mit 402 Individuen (Tab. 1) und 37 Würfe der Waldmaus mit 160 Individuen (Tab. 2) erzielt. Die 98 Würfe der Brandmaus waren über das ganze Jahr verteilt, mit einer Häufung in den Monaten Juli bis Oktober.

Etwa ein Viertel der Würfe (27 Würfe mit 101 Individuen) wurde bei Erreichen bestimmter Altersstufen abgetötet und anschließend untersucht. Um die Entwicklung der Jungtiere nicht zu stören, wurden die Käfige nach Feststellung von Geburten bis zum Erreichen des gewünschten Alters nicht mehr geöffnet. Bei 53 Würfen mit 210 Individuen wurde die Entwicklung durch Beobachtung der lebenden Tiere verfolgt. Die Tiere wurden zur Untersuchung kurzfristig aus dem Nest genommen. Dabei ist eine Störung der Entwicklung nicht auszuschließen. Würfe, bei denen ein anomaler Entwicklungsverlauf (z. B. Stagnation der Körpermasse) festgestellt wurde, sowie Würfe, deren Geburtsdatum nicht eindeutig feststand, da sie nicht rechtzeitig entdeckt worden waren, wurden für die Auswertung nicht berücksichtigt (bei *A. agrarius* 8 Würfe mit 27 Jungen). An Waldmäusen wurden nur Lebendbeobachtungen durchgeführt.

Die von Gemmeke, Jüdes und Hutterer betreuten Zuchten wurden in Makrolonkäfigen gehalten. Gemmeke und Jüdes verwendeten Käfige der Standardgröße IV (55 x 33 cm), Hutterer Käfige der Größe III (37,5 x 21 cm), jeweils mit Nestbox. Pelz hielt die Brandmäuse in Terrarien mit einer Grundfläche von mindestens 80 x 40 cm mit Nestbox und Laufrad, die Waldmäuse in Makrolonkäfigen der Größe III. Die Tiere wurden paarweise gehalten, Jüdes setzte teilweise auch ein Männchen und zwei Weibchen zusammen. Gefüttert wurde ad libitum. Neben Laborpellets wurden in allen Zuchten Getreide, verschiedene Sämereien und Äpfel angeboten.

Folgende Parameter wurden gemessen bzw. beobachtet:

Maße und Gewichte: Körpermasse (g), Kopf-Rumpf-Länge (mm), Schwanzlänge (mm), Hinterfußlänge (mm), Ohrlänge (mm), Vibrissenlänge (mm).

Tabelle 1: Anzahl der Würfe und Wurfgrößen in den vier verschiedenen Laborzuchten von *Apodemus agrarius*.

Zucht	Wurfgröße								Summe
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Gemmeke	2	4	5	3	4	1		1	20
Hutterer			2	9	5	9			25
Jüdes		1	6	6	6	8	3		30
Pelz	5	4	7	3	3	1			23
Summe	7	9	20	21	18	19	3	1	98

Tabelle 2: Wurfanzahl und Wurfgröße in der Laborzucht von *Apodemus sylvaticus*.

Zucht	Wurfgröße						Summe
	2	3	4	5	6	7	
Pelz	2	5	17	7	5	2	38

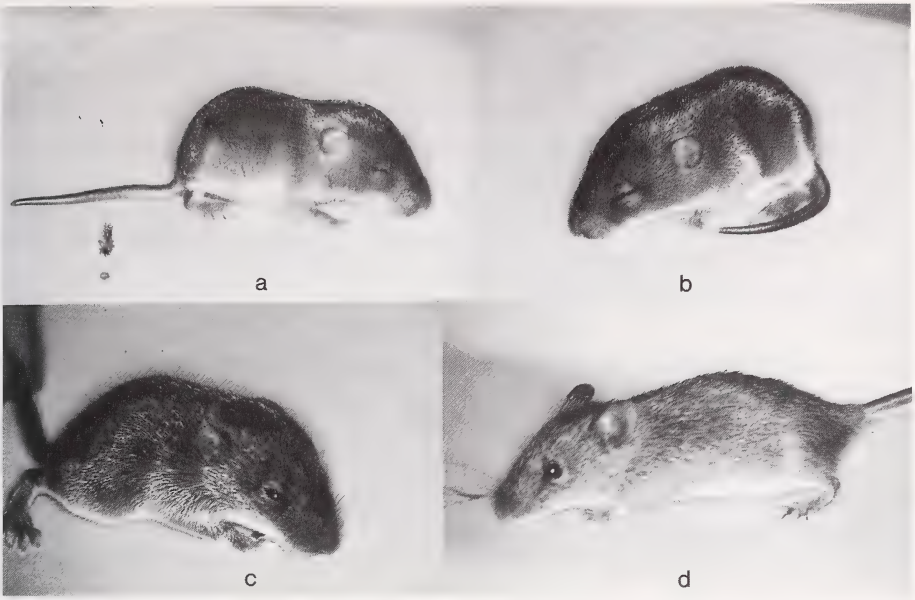


Abb. 1: Verschiedene Wachstumsstadien der Brandmaus: a) 9 Tage alt, b) 11 Tage alt, c) 13 Tage alt, d) 24 Tage alt.

Anatomische und morphologische Entwicklungen: Aufrichten der Ohrmuscheln, Öffnen des Gehörganges (nur an abgetöteten Tieren), Lösen der Zehen, Öffnen der Augen, Zahnwachstum; Durchstoßen der Mundschleimhaut, Pigmentierung der Haut, Dichte und Farbe der Behaarung.

Beobachtungen zur Verhaltensontogenese (Fox 1965): Reaktion auf akustische Reize (Fingerschnippen), optische Reize (Anleuchten mit der Taschenlampe), Aufrichten (bei Rückenlage), Greif-Reflex (bei Berührung der Fußflächen mit einem dünnen Holzstab), Tiefen-Fall-Aversion (Zurückweichen vor der Tischkante), Negative Geotaxis (Versuch, den Körper zu drehen bei kopfabwärtiger Lage auf einer schiefen Ebene), Putzverhalten (Pfotenlecken, Kopfputzen, Kratzen usw.), Spiel der Vibrissen, Bewegungsweise (Art, Koordination, Körperhaltung, Schnelligkeit), Lautäußerungen, Festsaugen an den Zitzen, Eintragen der Jungen, selbständiges Verlassen des Nestes, Aufnahme fester Nahrung.

Bezugswerte: Für den relativen Vergleich des Körperwachstums der beiden Arten wurden die Mittelwerte der Körpermaße der jeweils zwanzig größten im Freiland bei Untersuchungen von Pelz (1980a) gefangenen Männchen und nicht tragenden Weibchen beider Arten als Bezugswerte zugrundegelegt.

Ergebnisse

Wurfgröße und Tragzeit

Die Verteilung der Wurfgröße ist in Tab. 1 für die Brandmaus und in Tab. 2 für die Waldmaus dargestellt. Die Brandmaus-Weibchen warfen 1 bis 8 Junge, meist 3 bis 6, im Mittel 4.1 Junge. Bei der Waldmaus waren es 2 bis 7 Junge, meist 4, im Mittel 4.4.

Hinweise auf die Tragzeit liefern die kürzesten Wurfintervalle mehrfach trächtiger Weibchen sowie die kürzesten Zeiträume zwischen Verpaarung und Niederkunft. Bei der Brandmaus wurden bei einem Weibchen Wurfintervalle von 21, 22 und 24 Tagen beobachtet (Pelz), bei zwei anderen Intervalle von 21, 22 bzw. 23 Tagen (Hutterer). Die kürzesten Zeiträume zwischen Verpaarung und Niederkunft betrugen 20 und 24 Tage (Gemmeke). Aus den genannten Werten ergibt sich eine mittlere Tragzeit von 22 Tagen. Will & Reichstein (1972) gaben die Tragzeit der Brandmaus mit „etwa 18-21 Tagen" an, Elvers & Elvers (1990) mit 20 Tagen.

Bei der Waldmaus wurden bei einem Weibchen Wurfintervalle von 23, 28 und 31 Tagen beobachtet, bei einem zweiten betrugen die kürzesten Wurfintervalle 26 und 29 Tage. Queré & Vincent (1987) bestimmten die Tragzeit für diese Art an umfangreichem Material mit 27 (20-30) Tagen.

Übersicht über die Entwicklung während der ersten zwei Lebenswochen

Apodemus agrarius

Geburtstag: Die Körpermaße des Geburtstages zeigt Tab. 3. Die Jungen sind noch völlig nackt, die Haut unpigmentiert, hell-rosa. Der schwarze Augapfel und die inneren Organe sind durch die transparente Haut hindurch zu erkennen. Die Zehen sind miteinander verwachsen, die Ohrmuscheln sind halbkreisförmig über das Ohr geklappt und mit der Kopfhaut verwachsen. Die Nagezähne sind in der Mundschleimhaut bereits erkennbar.

1. Postnataltag: Durch Pigmenteinlagerung beginnt sich der Rücken leicht dunkel zu färben, auf der Haut erscheinen einzelne Flaumhärchen. Die Zehen beginnen sich zu trennen, die Ohren beginnen sich von der Kopfhaut abzulösen. Zwischen den noch verwachsenen Augenlidern beginnt sich ein Trennstrich abzuzeichnen. Die Jungen beginnen zu krabbeln, zunächst nur mit den Vorderbeinen.

3. Postnataltag: Der Rücken ist jetzt dunkel pigmentiert, auf der noch nackten, nur mit kurzen Flaumhärchen besetzten Rückenhaut beginnt sich der Aalstrich abzuzeichnen. Die Ohren haben sich vollständig abgelöst und aufgerichtet, sind aber noch geschlossen. Oberhalb der Nase beginnt das erste Haarkleid zu wachsen.

Tabelle 3: Körpermaße von *Apodemus agrarius* am Tag der Geburt.

	Mittelwert	Minimum	Maximum	n
Körpermasse (g)	1,91	1,45	2,3	70
Kopf-Rumpf-Länge (mm)	32,3	29,80	36	13
Schwanzlänge (mm)	8,8	7	11	12
Hinterfußlänge (mm)	6,55	5,1	9	13

Tabelle 4: Körpermaße von *Apodemus sylvaticus* am Tag der Geburt.

	Mittelwert	Minimum	Maximum	n
Körpermasse (g)	1,63	1,34	1,81	39
Kopf-Rumpf-Länge (mm)	29,88	29	35	17
Schwanzlänge (mm)	9,85	11	14	17
Hinterfußlänge (mm)	5,59	5	8	17

4.—5. Postnataltag: Kopf und Nacken sind kurz und dünn behaart. Im Unterkiefer sind die Nagezähne jetzt deutlich sichtbar, bei den ersten Tieren durchstoßen sie die Mundschleimhaut, im Oberkiefer liegen sie im Wachstum etwas zurück. Die Ohren haben sich vollständig abgelöst und aufgerichtet, sind aber noch geschlossen.

6.—7. Postnataltag: Die Zehen haben sich vollständig getrennt. Auch im Oberkiefer stoßen die Nagezähne durch die Mundschleimhaut. Die Behaarung schreitet dorsal zur Schwanzwurzel hin fort und wird zunehmend dichter. An den Flanken und ventral beginnt die Behaarung zunächst zwischen den Extremitäten.

8. Postnataltag: Dorsal vollständige, dichte Behaarung, ventral zunehmend dichter.

9.—11. Postnataltag: Der Gehörgang öffnet sich. Die Motorik ist so weit entwickelt, daß sich die Jungtiere mit der Hinterpfote den Kopf kratzen können. Die Augen öffnen sich bei den schwersten Tieren bereits am 9. oder 10. Tag, bei den übrigen Tieren eines Wurfes einen Tag später. Die Jungtiere saugen sich seltener an den Zitzen des Muttertieres fest. Auch ventral ist die Behaarung jetzt vollständig und dicht.

12.—15. Postnataltag: Die Jungtiere verlassen erstmalig das Nest, beginnen feste Nahrung aufzunehmen. Zuerst werden sie noch vom Muttertier ins Nest zurückgetragen, ab etwa dem 15. Tag (Ende des Säugens) nicht mehr. Das anfangs ganz dunkle, graubraune Haarkleid färbt sich zunehmend heller.

Apodemus sylvaticus

Geburtstag: Die Körpermaße des Geburtstages zeigt Tab. 4. Die Jungen sind noch völlig nackt, die Haut unpigmentiert, hell-rosa. Der schwarze Augapfel und die inneren Organe sind durch die transparente Haut hindurch zu erkennen. Die Zehen sind miteinander verwachsen, die Ohrmuscheln sind halbkreisförmig über das Ohr geklappt und mit der Kopfhaut verwachsen. Die Nagezähne sind bereits in der Mundschleimhaut erkennbar.

1. Postnataltag: Der Rücken ist zum Teil dunkel pigmentiert, vereinzelte Flaumhärchen sind zu erkennen. Die Zehen der Vorderfüße beginnen sich zu trennen, die der Hinterfüße sind noch vollständig verwachsen.

2.—3. Postnataltag: Der Rücken ist jetzt ganz schwarz pigmentiert. Bei den schwersten Tieren beginnt die Behaarung am Kopf, ansonsten sind die Tiere noch ganz nackt, abgesehen von einzelnen kurzen Flaumhärchen.

4. Postnataltag: Die Ohren haben sich von der Kopfhaut gelöst. Behaarung dorsal an Kopf und Nacken.

5.—8. Postnataltag: Dorsal fortschreitende Behaarung vom Kopf zur Schwanzwurzel, die Zehen auch der Hinterfüße haben sich getrennt, die Nagezähne durchstoßen die Mundschleimhaut erst im Unterkiefer, kurz darauf im Oberkiefer.

9.—11. Postnataltag: Ventral fortschreitende Behaarung.

12.—14. Postnataltag: Die Tiere sind vollständig kurz behaart, die schwersten Tiere öffnen am 12. oder 13. Tag die Augen, die restlichen Tiere eines Wurfes einen Tag später.

Körperwachstum

Die Entwicklung der Körpermaße der beiden Arten während der ersten 40 Tage der postnatalen Entwicklung ist in Abb. 2 bis 9 dargestellt. Die Körpermaße der Waldmaus liegen mit Ausnahme von Schwanz- und Ohrlänge von der Geburt an geringfügig unter denjenigen der Brandmaus, wie dies auf Grund des artspezifischen Größenunterschiedes adulter Tiere beider Arten zu erwarten ist. Bezogen auf die Körpermasse adulter Tiere liegen die Geburtsmassen bei 5.6% (Brandmaus) bzw. bei 5.5% (Waldmaus). Das Körperwachstum beider Arten verläuft weitgehend parallel. Die stärkste relative Zunahme der Körpermasse erfolgt während der ersten 12 Tage nach der Geburt. Bis zum sechsten Tag hat sich die Geburtsmasse bei beiden Arten verdoppelt. Der anfänglich lineare Wachstumsverlauf flacht sich mit dem Erreichen der Endmaße zunehmend ab. Der Vergleich der relativen Wachstumskurven der Körpermasse (bezogen auf die mittlere artspezifische Körpermasse adulter Tiere, s. Tab. 5) ist in Abb. 9 dargestellt. Er zeigt, daß die Zunahme der Körpermasse der beiden Arten bis zum 9. Tag gleich verläuft, daß *A. agrarius* jedoch vom 10. Postnataltag an etwas schneller wächst.

Zwischen den verschiedenen Zuchten von *Apodemus agrarius* sind signifikante Unterschiede hinsichtlich der Entwicklung der Körpermasse festzustellen: Während sich das rasche und mehr oder weniger lineare Körperwachstum bei den Würfen aus der Zucht von Pelz noch bis zum Alter von 65 Tagen fortsetzte, verlangsamte sich der Zuwachs in den Zuchten von Jüdes und Hutterer deutlich (Abb. 3). Diese Entwicklung setzte bereits um den 15. Postnataltag herum ein und fiel mit dem Selbständigwerden der Jungtiere zusammen. Die Unterschiede treten unabhängig von Geburtstermin und Wurfgröße auf.

Abfolge der Entwicklungsschritte

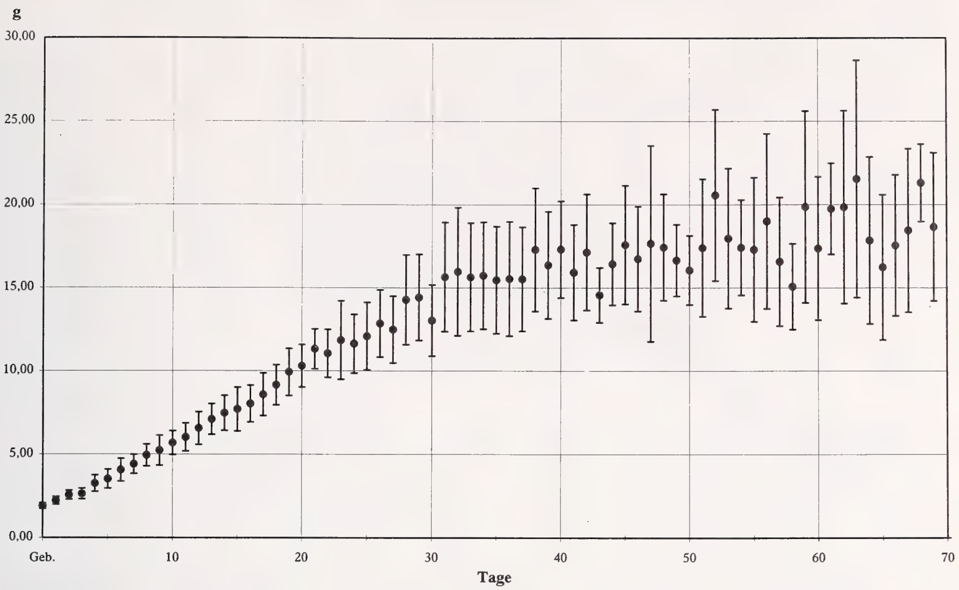
Abb. 10 gibt einen Überblick über die zeitliche Abfolge der wichtigsten anatomischen und physiologischen Entwicklungsschritte, die beobachtet werden konnten. Im Vergleich zwischen Brand- und Waldmaus fällt auf, daß die Waldmaus früher beginnt, verschiedene Reflexe, wie den Greifreflex, negative Geotaxis oder Tiefen-Fall-Aversion, auszubilden. Dagegen ist die Brandmaus bei der Entwicklung des Gesichtssinnes sowie bei der Ausführung von Kratzbewegungen deutlich schneller.

Mortalität

Aus den Zuchten von Jüdes und Pelz liegen Angaben zur Jungensterblichkeit vor. Danach starben von 210 neugeborenen Brandmäusen bis zum siebten Postnataltag 50 Individuen (23.8%), darunter 12 komplette Würfe mit zusammen 46 Individuen. 10 dieser Würfe mit 38 Individuen starben bereits am Geburtstag. Nach dem siebten Postnataltag kam es nur zu drei weiteren Todesfällen.

Bei der Waldmauszucht starben von 166 Individuen 23 (13.9%) während der ersten Lebenswoche, darunter 5 komplette Würfe, drei davon mit 13 Individuen am ersten Tag. Drei weitere Individuen starben nach dem 7. Postnataltag.

Läßt man die (vermutlich haltungsbedingte) Mortalität ganzer Würfe außer Betracht, so betrug die Mortalität 3.3% (n = 7) für die Brandmaus und 6% (n = 10) für die Waldmaus.



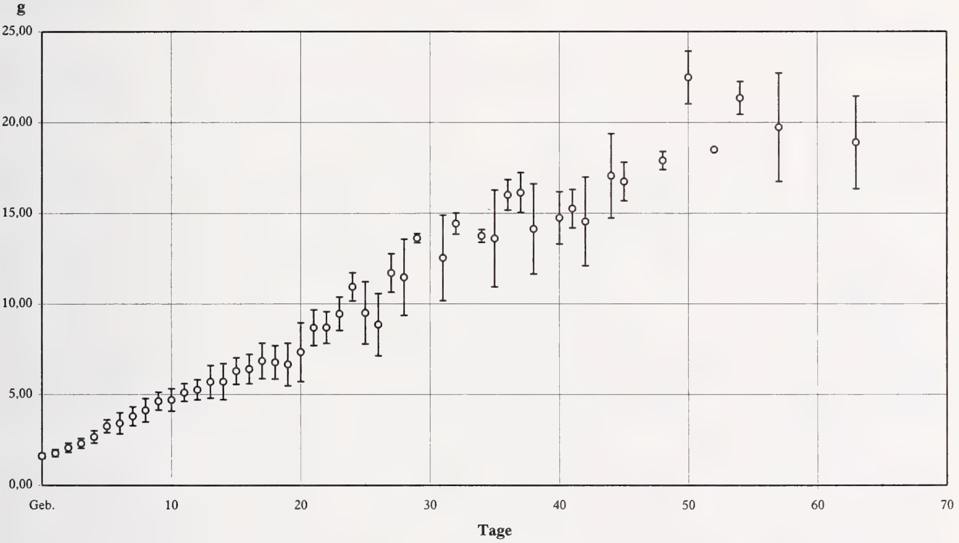


Abb. 2—3: Entwicklung der Körpermasse (x ± s) der Brandmaus (oben; n = 7—86) und der Waldmaus (n = 2—63) in Abhängigkeit vom Lebensalter.

Diskussion

Innerhalb der Gattung *Apodemus* ist die Jugendentwicklung bisher für *A. argenteus* (Fujimaki 1978, Koyama 1994), *A. flavicollis* (Standke 1973), *A. mystacinus* (Dieterlen 1965, von Groll 1988), *A. semotus* (Lin et al. 1993) und *A. sylvaticus* (Eriksson 1980, Gurnell & Rennolls 1983, Queré & Vincent 1987, Frynta & Žižková 1992) beschrieben worden. In der Zusammenschau mit den Werten für *A. agrarius* ergibt sich

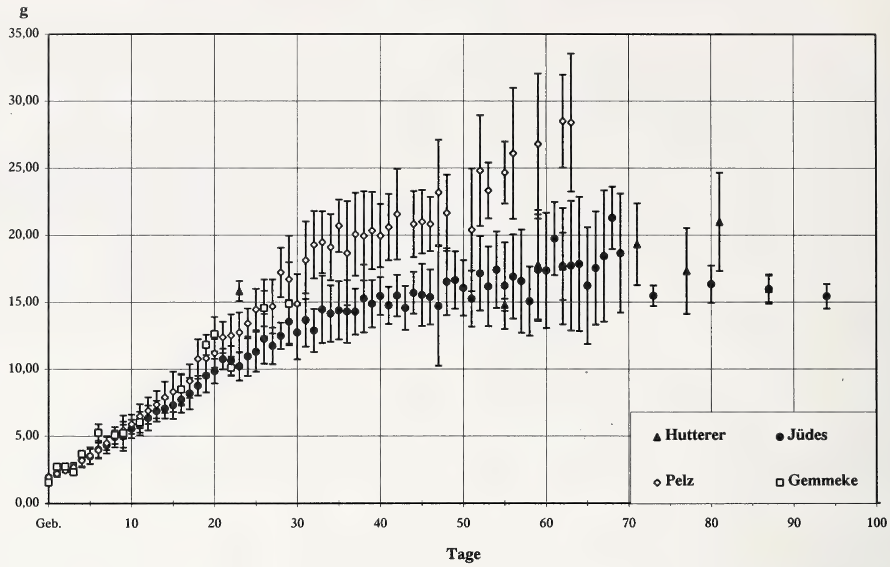


Abb. 4: Entwicklung der Körpermasse (x ± s) der Brandmaus im Vergleich der verschiedenen Zuchten.

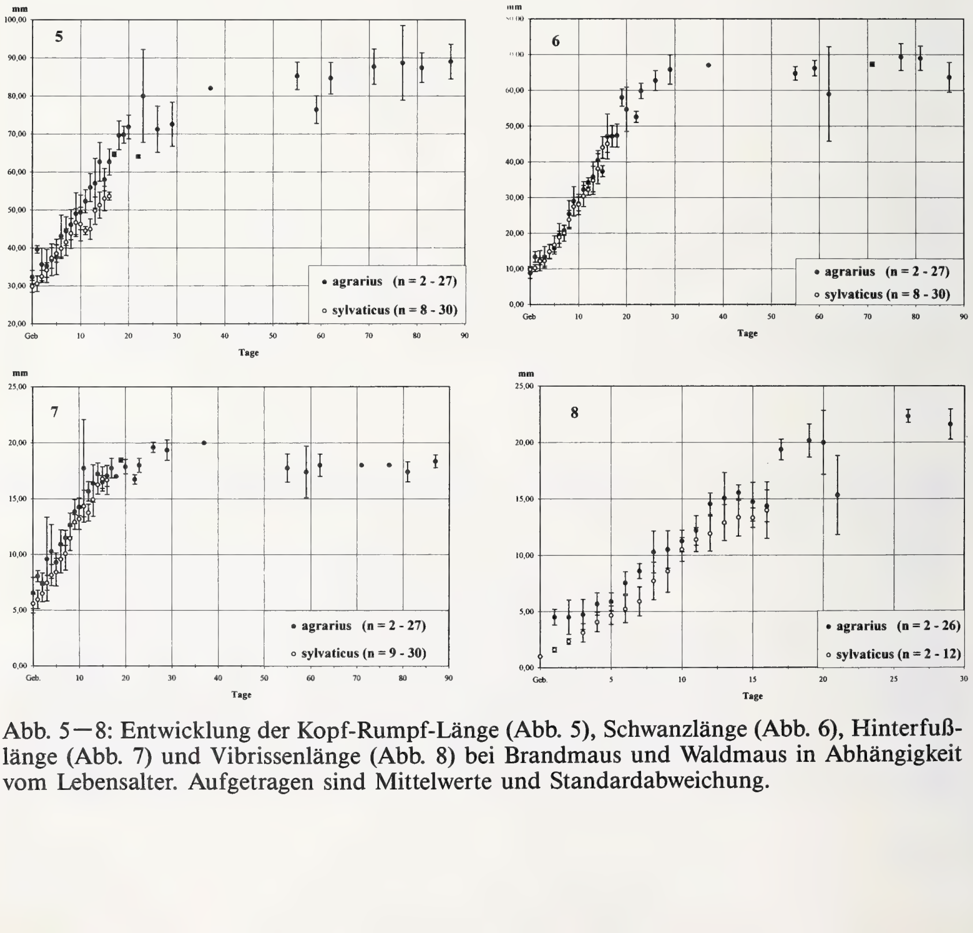


Abb. 5—8: Entwicklung der Kopf-Rumpf-Länge (Abb. 5), Schwanzlänge (Abb. 6), Hinterfußlänge (Abb. 7) und Vibrissenlänge (Abb. 8) bei Brandmaus und Waldmaus in Abhängigkeit vom Lebensalter. Aufgetragen sind Mittelwerte und Standardabweichung.

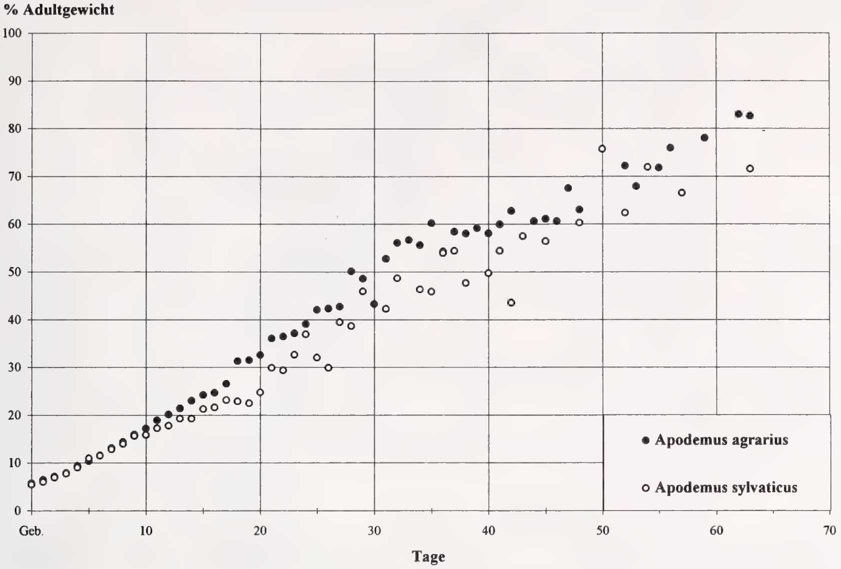


Abb. 9: Vergleich der relativen Wachstumskurven der Körpermasse von Brandmaus und Waldmaus, bezogen auf die mittlere Körpermasse adulter Tiere.

ein weitgehend einheitliches Bild: Die untersuchten Arten sind typische Nesthocker, die auf Grund der relativ kurzen Tragzeit völlig nackt, blind und taub geboren werden. Sie sind noch nicht zur Thermoregulation fähig. Charakteristisch für den Verlauf der Entwicklung der ersten Lebenswochen ist eine schnelle, weitgehend lineare Zunahme der Körpermasse und aller Längenmaße. Diese lineare Wachstumsphase ist in Abb. 11 nach Literaturangaben für fünf *Apodemus*-Arten dargestellt. Der Vergleich zeigt, daß sowohl die Dauer der linearen Wachstumsphase als auch die Wachstumsgeschwindigkeit von den artspezifischen Endmaßen (Tab. 5) bestimmt werden. Je größer bzw. schwerer die Arten werden, desto länger dauert die lineare Wachstumsphase an und desto schneller wachsen sie. Wenn die Wachstumskurven der ersten Lebenswochen deutlich von der bei den meisten Untersuchungen festgestellten Linearität abweichen, kann man davon ausgehen, daß die Entwicklung der Jungtiere gestört war und das Wachstum daher einen anomalen Verlauf genommen hat. In allen bisher durchgeführten Studien wurde zumindest die Entwicklung der Körpermasse registriert. Dieses Maß ist daher für einen Vergleich verschiedener Studien am besten geeignet. In Abb. 12 sind die Wachstumskurven der Körpermasse der Waldmaus aus fünf bisher durchgeführten Untersuchungen zusammengestellt. Der recht unterschiedliche Kurvenverlauf ist ein Beleg dafür, daß die Haltungsbedingungen z. B. über Ernährung, Temperatur oder Sozialverhalten der Eltern die Entwicklung der Jungtiere erheblich beeinflussen können (Clarke 1985).

Für die Wachstumsgeschwindigkeit von Nagern spielt unter Freilandbedingungen auch die Photoperiode eine wichtige Rolle. In Osthessen wuchsen bis Mitte Juni geborene Brandmäuse schnell und kamen noch im gleichen Jahr zur Fortpflanzung,

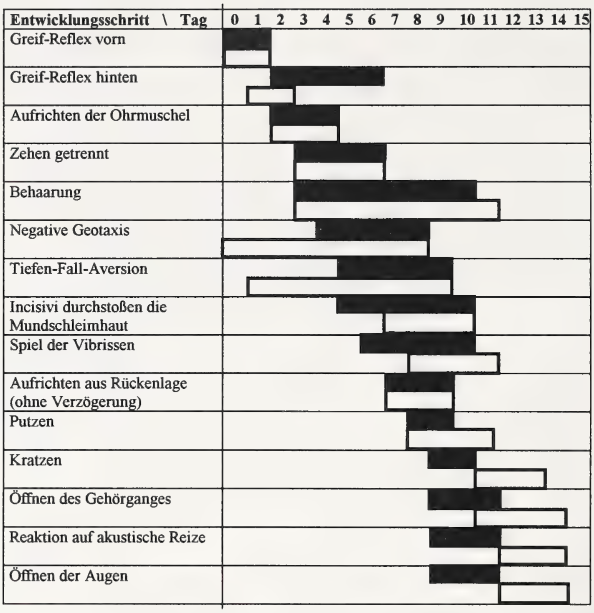


Abb. 10: Zeitliche Staffelung verschiedener anatomischer und physiologischer Entwicklungsschritte während der ersten 16 Tage der Jugendentwicklung. Schwarze Balken stehen für *A. agrarius*, weiße Balken für *A. sylvaticus.*

während bei später im Jahr geborenen Individuen das Körperwachstum stagnierte. Sie überwinterten als Subadulte und erreichten das Adultgewicht erst im Februar/März des folgenden Jahres (Pelz 1980). Entsprechende Beobachtungen liegen auch für *A. agrarius* aus Polen (Adamczewska-Andrzejewska 1973) und für andere Arten vor (u. a. Pelikán 1967, Yoshida 1971, Flowerdew 1972, Verhagen & Vandorpe 1979, Lin et al. 1993).

Damit erklären sich aber noch nicht die bei der vorliegenden Arbeit festgestellten Unterschiede zwischen den verschiedenen Zuchten, denn diese Diskrepanz trat bei allen Würfen unabhängig vom Geburtsdatum auf. Da wesentliche Unterschiede bei den Haltungsbedingungen nur hinsichtlich des Raumangebots bestanden, liegt hier eine mögliche Erklärung. Eine größere Käfiggrundfläche und das Angebot eines Laufrades könnten den sozialen Streß verringern und dadurch ein schnelleres Wachstum der Jungtiere ermöglichen. Das gilt besonders dann, wenn das Männchen während der Jungenaufzucht im Käfig verbleibt. Es wird nämlich bereits vor der Geburt für die Zeit des Säugens aus dem bis dahin gemeinsamen Nest vertrieben (Pelz 1980c, Elvers & Elvers 1990). Bei zu engen Haltungsbedingungen könnten sich Aggressionen der Elterntiere negativ auf das Wachstum und die Sexualreifung der Jungtiere auswirken.

Lin et al. (1993) und Gurnell & Rennolls (1983) berichten über hohe Mortalitätsraten im Verlauf der Jungenaufzucht bei *A. semotus* (31 %) bzw. *A. sylvaticus.* Quéré & Vincent (1987) registrierten eine Mortalitätsrate von 9.8 % zwischen Geburtstag

Tabelle 6: Vergleich der zeitlichen Staffelung verschiedener Entwicklungsschritte bei *Apodemus*-Arten.

Art	Alter (Tage) bei Öffnen der Augen	Öffnen d. Gehörganges	Aufrichten der Ohrmuscheln	Zehentrennung	erster Behaarung	Durchbruch d. unteren Incisivus	Quelle
A. agrarius	9—11	9—11	2—4	3—6	3—5	5—10	diese Arbeit
A. flavicollis	11—13	—	4	5	5	9	Standke 1973
A. argenteus	12—14	11—12	3—4	4	5	10—12	Fujimaki 1978
A. sylvaticus	12—14	11—14	2—4	3—6	3—5	7—10	diese Arbeit
A. speciocus	13—14	11	3	—	4—7	8—9	Nishino, in Lin et al. 1993
A. semotus	14—16	12—14	2—3	5—6	5—6	9—10	Lin et al. 1993
A. mystacinus	15—19	12—13	2—4	4—7	3—5	9—12	v. Groll 1988

und Selbständigwerden der Jungtiere. Auch bei der vorliegenden Arbeit war die Mortalität während der ersten Lebenswoche hoch. Besonders in den ersten Tagen nach der Geburt kommt es in Gefangenschaft relativ häufig vor, daß die Jungen nicht von der Mutter angenommen bzw. aufgefressen werden. Diese Todesfälle erlauben jedoch keine Rückschlüsse auf die Freilandverhältnisse, allenfalls können sie als Indikator für die Empfindlichkeit der untersuchten Art gegenüber den Haltungs- und Untersuchungsbedingungen betrachtet werden. So unterstreicht die bei dieser Untersuchung relativ geringere Mortalität der in Makrolonkäfigen gehaltenen Waldmaus (16 %) gegenüber der in Terrarien gehaltenen Brandmaus (25 %) die höhere Störanfälligkeit der letzteren.

Das Auftreten und die zeitliche Abfolge anatomischer und physiologischer Entwicklungsschritte bei einer Art müssen im Zusammenhang mit ihrem Anpassungswert und dem jeweiligen Lebensraum gesehen werden. Dies gilt auch für die auffälligen zeitlichen Unterschiede zwischen Brandmaus und Waldmaus bei der Entwicklung verschiedener Reflexe einerseits und des Gesichtssinnes andererseits (Abb. 10). Es handelt sich dabei um Eigenschaften, die das Verhalten der adulten Tiere entscheidend prägen. So sind Waldmäuse ausgesprochen schreckhaft. Wenn ihnen Gefahr droht, suchen sie sich mit reflexartigen Sprüngen in Sicherheit zu bringen. Brandmäuse dagegen zeigen ein äußerst ruhiges Verhalten. Sie setzen nie zum Sprung an, bevor sie nicht die Situation erkundet und gegebenenfalls die Sprunghöhe abgeschätzt haben. Dies deutet auf grundsätzlich unterschiedliche Lebensstrategien beider Arten hin, die jeweils bereits in einem frühen Stadium der Jugendentwicklung durch die bevorzugte Ausbildung der entsprechenden Funktionen unterstützt werden.

Vergleicht man den Zeitpunkt des Öffnens von Augen und Ohren bei verschiedenen *Apodemus*-Arten (Tab. 6), so fällt auf, daß *A. agrarius* und *A. flavicollis* den Gesichtssinn früher entwickeln als kleinere Arten wie *A. sylvaticus* oder *A. argenteus*. Auch im Vergleich mit dem etwa 20 % schwereren *A. mystacinus* benötigt *A. agrarius* nur etwa ⅔ der Zeit bis zum Öffnen der Augen.

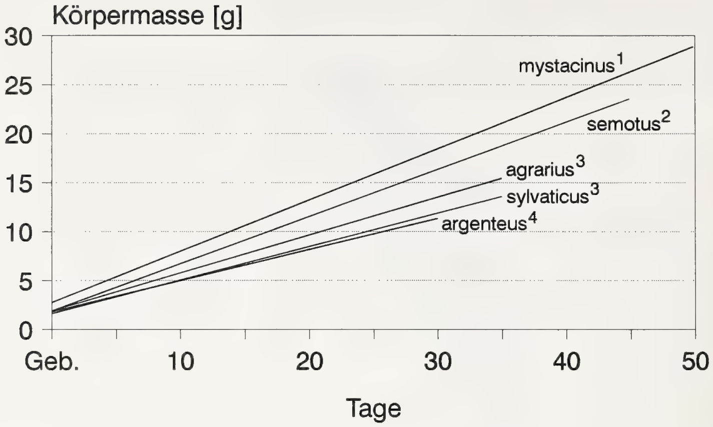


Abb. 11: Vergleich der linearen Wachstumsphase der Körpermasse bei fünf *Apodemus*-Arten.

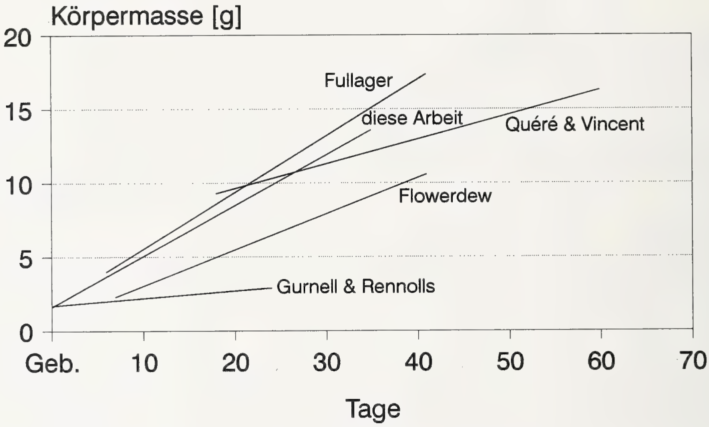


Abb. 12: Vergleich der linearen Wachstumsphase der Körpermasse von *Apodemus sylvaticus* in verschiedenen Zuchten nach Fullager in Gurnell & Rennolls (1983), Quéré & Vincent (1987), Flowerdew (1972), Gurnell & Rennolls (1983) und dieser Arbeit.

A. mystacinus bewohnt ebenso wie *A. sylvaticus* Lebensräume mit geringer Deckung und reagiert ebenso wie dieser mit reflexartigen Sprungbewegungen bei Beunruhigung. *A. flavicollis* zeigt dagegen als Bewohner deckungsreicher Biotope ähnlich wie *A. agrarius* ein ruhiges, auf die optischen und akustischen Sinne gestütztes Verhalten. Als Bewohner auch offener, deckungsloser Lebensräume, wie zum Beispiel Ackerflächen (Pelz 1979), versucht sich die Waldmaus einem Feind durch reflexartige Fluchtbewegungen zu entziehen, wobei es vor allem auf die Reaktionsgeschwindigkeit ankommt. Für die Brandmaus dürfte es dagegen in den deckungsreichen Biotopen ihres Lebensraumes (zum Beispiel Uferböschungen, siehe Pelz 1980c) vorteilhaft sein, ihr Verhalten vor allem von den über den Gesichtssinn erhaltenen Signalen abhängig zu machen. Bei der Gelbhalsmaus paßt das umsichtige, weniger

Tabelle 5: Vergleich verschiedener Reproduktionsparameter bei *Apodemus*-Arten.

Art	Adultgewicht	Geburtsgewicht	Relatives Geburtsgewicht	Tragzeit	Wurfgröße	Quelle
A. argenteus	17,0	1,4	8,2 %	—	3,0	Fujimaki 1978
		1,7	10,0 %			Koyama 1994
A. sylvaticus	29,7	1,6	5,4 %	23—29	4,4	diese Arbeit
				20—30	4,2	Quéré & Vincent 1987
				20—21	5,0	Clarke 1985
A. semotus	32,7	2,1	6,4 %	—	3,5	Lin et al. 1993
	27,4		7,7 %			Yu 1993
A. flavicollis	33,4	2,8	8,4 %	21	3,7	Standke 1973; Gurnell & Renolls 1983; Ising & Niethammer 1979
A. agrarius	34,4	2,0	5,8 %	20—24	4,1	diese Arbeit
				ca. 18—21	5,0	Will & Reichstein 1972
A. mystacinus	41,0	3,0	7,3 %	22—23	3,2	Dieterlen 1965; v. Groll 1988

schreckhafte Verhalten zu der teilweise arborikolen Lebensweise (Borowski 1963). Schreckhaftes bzw. ruhiges Temperament mögen dabei der jeweiligen Art einen Selektionsvorteil bringen, wie dies von Wilson et al. (1994) für eine Reihe von Wirbeltieren diskutiert wurde.

Über das Verhalten und die Lebensweise der asiatischen *A. argenteus*, *A. speciosus* und *A. semotus* ist wenig bekannt. *A. semotus* lebt in Taiwan in subtropischen Bergwäldern und dichten Bambusbeständen, während dort *A. agrarius* im Kulturland unterhalb 1000 m verbreitet ist (Aoki & Tanaka 1941).

Untersuchungen zur Reflex-Ontogenese liegen bisher für andere *Apodemus*-Arten nicht vor. Die hier aufgezeigten Befunde und Zusammenhänge lassen jedoch vermuten, daß es sich um eine zumindest in der Gattung *Apodemus* durchgängig ausgeprägte Adaptation an den jeweiligen Lebensraum handelt, die auch bei den bisher nicht daraufhin untersuchten Arten vorhanden sein mag.

Die hier vorgelegten Daten zur Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung von sieben *Apodemus*-Arten (Tab. 5, 6) lassen keinen Trend erkennen, der zur gegenwärtigen Diskussion über die Aufteilung der Gattung in Untergattungen (Zimmermann 1962) oder gar zwei verschiedene Gattungen *Apodemus* (mit *agrarius*) und *Sylvaemus* (übrige Arten) (vgl. Zagorodniuk 1993) beitragen könnte. Offenbar überdecken in diesem Fall biologische Anpassungen an die spezifischen Lebensbedingungen der verschiedenen Arten ihren phylogenetischen Hintergrund.

Danksagung

Für die Betreuung der Zuchten und Unterstützung bei der Auswertung und Darstellung der Ergebnisse danken wir Frau I. Heister (Bonn), Frau M. Gitter, Herrn H. Naujeck und Frau U. Wende (Münster). Frau S. von Groll (Bonn) gestattete freundlicherweise die Verwendung einiger Daten aus ihrer Diplomarbeit.

Zusammenfassung

Die Jugendentwicklung der Brandmaus *Apodemus agrarius* wird auf der Grundlage von 98 Würfen mit 402 Individuen beschrieben und im Vergleich mit der Jugendentwicklung der Waldmaus *Apodemus sylvaticus* (38 Würfe mit 166 Individuen) dargestellt. Neben morphologischen und anatomischen Veränderungen wird dabei die Reflex-Ontogenese während der ersten Lebenswochen registriert. Dabei zeigt es sich, daß die Haltungsbedingungen einen erheblichen Einfluß auf den Verlauf des Wachstums haben. Am Geburtstag wiegen Brandmäuse durchschnittlich 1.9 g bei einer Kopf-Rumpf-Länge von ca. 32 mm. Die Phase des raschen linearen Wachstums dauert für die Körpermasse ca. 30—35 Tage, für die Kopf-Rumpf-Länge ca. 21 Tage an. Die Augen öffnen sich am 9. bis 11. Postnataltag, mit etwa 15 Tagen werden die Jungen selbständig. Das Körperwachstum der leichteren *A. sylvaticus* verläuft weitgehend ähnlich. Im Unterschied zu *A. agrarius* entwickelt sich jedoch der Gesichtssinn langsamer, während verschiedene Reflexe bereits früher auftreten. Es wird angenommen, daß es sich bei diesen Entwicklungsunterschieden und auch bei artspezifischen Verhaltensunterschieden adulter Tiere (hektisch gegenüber vorsichtig) um Anpassungen an Lebensweise und Habitatstruktur der Apodemus-Arten handelt.

Literatur

Adamczewska-Andrzejewska, K. (1973): Growth, variations and age criteria in *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771). — Acta theriol. 18, 19: 353—394

Aoki, B. & R. Tanaka (1941): The rats and mice of Formosa illustrated. — Mem. Fac. Sci. Agr. Taihoku Imp. Univ. 23: 121—191.

Böhme, W. (1978): *Apodemus agrarius* — Brandmaus. — Pp. 368—381 in Niethammer, J. & F. Krapp (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas, 1, Nagetiere I. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

Borowski, S. (1963): *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) in the tops of tall trees. — Acta theriol. 6: 314.

Clarke, J. R. (1985): The reproductive biology of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) and the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*). — Symp. Zool. Soc. London 55: 33—60.

Dieterlen, F. (1965): Von der Lebensweise und dem Verhalten der Felsenmaus, *Apodemus mystacinus* (Danford und Alston, 1877), nebst Beiträgen zur vergleichenden Ethologie der Gattung *Apodemus*. — Säugetierk. Mitt. 13: 152—161.

Elvers, K.-L. & H. Elvers (1990): Erfahrungen mit Zucht und Haltung der Brandmaus (*Apodemus agrarius* Pallas). — Sber. Ges. Naturf. Freunde Berlin 29/30: 163—166.

Eriksson, M.(1980): Breeding in a laboratory colony of wood mice, *Apodemus sylvaticus* (Linné 1758). — Säugetierk. Mitt. 28: 79—80.

Flowerdew, J. R.(1972): The effect of supplementary food on a population of wood mice (*Apodemus sylvaticus*). — J. anim. Ecol. 41: 553—566.

Fox, W. M. (1965): Reflex-ontogeny and behavioural development of the mouse. — Anim. Behav. 13: 234—241.

Frynta, D. & M. Žižková (1992): Postnatal growth of wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in captivity. — Pp. 59—67 in Horácek, I. & Vohralík, V. (eds.): Prague Studies in Mammalogy. — Charles University Press, Prague.

Fujimaki, Y. (1978): Postnatal growth and development of *Apodemus argenteus*. — J. Mamm. Soc. Japan 7: 135—142.

Groll, S. von (1988): Fortpflanzung und Jugendentwicklung der Felsenmaus *Apodemus mystacinus* (Danford et Alston 1877). — Dipl.-Arb. Univ. Bonn.

Gurnell, J. & K. Rennolls (1983): Growth in field and laboratory populations of wood mice (*Apodemus sylvaticus*). — J. Zool. Lond. 200: 355—365.

Ising, E. & J. Niethammer (1979): Zur Fortpflanzung der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*) im Laboratorium. — Z. Säugetierk. 44: 25—30.

Koyama, S. (1994): On the growth and development of *Apodemus argenteus* under laboratory conditions. — Honyurui Kagaku 33: 109—122.

Lin, L.-K., T. Nishino & S. Shiraishi (1993): Postnatal growth and development of the Formosan wood mouse *Apodemus semotus*. — J. Mamm. Soc. Japan 18: 1—18.

Pelikán, J.(1967): Variability of body weight in three *Apodemus* species. — Zool. Listy 16: 199—220.

Pelz, H.-J. (1979): Die Waldmaus, *Apodemus sylvaticus* L., auf Ackerflächen: Populationsdynamik, Saatschäden und Abwehrmöglichkeiten. — Z. angew. Zool. 66: 261—280.

Pelz, H.-J. (1980a): Populationsdynamik und Verbreitung der Brandmaus, *Apodemus agrarius* (Pallas 1771, Rodentia, Muridae) in Osthessen. — Diss. Univ. Bonn.

Pelz, H.-J.(1980b): Populationsökologie der Brandmaus, *Apodemus agrarius* (Pallas 1771) an ihrer westlichen Verbreitungsgrenze in Osthessen. I. Demographie und Reproduktion. — Z. angew. Zool. 67: 179—209.

Pelz, H.-J.(1980c): Populationsökologie der Brandmaus, *Apodemus agrarius* (Pallas 1771) an ihrer westlichen Verbreitungsgrenze in Osthessen. II. Biotopwahl und Verhalten. — Z. angew. Zool. 67: 257—278.

Quéré, J.-O. & J.-P. Vincent (1987): Données sur la prolificité et la croissance du mulot gris (*Apodemus sylvaticus* L., 1758) en élevage. — Mammalia 51: 605—611.

Standke, B. (1973): Jugendentwicklung von Haus-, Wald- und Gelbhalsmaus. — Staatsexamensarbeit, Bonn.

Verhagen, R. & E. Vandorpe (1979): A method for age determination of rodents in the field, illustrated by growth of the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. — Annales Soc. R. Zool. Belg. 109: 127—132.

Will, U. & H. Reichstein (1972): Erfolgreiche Gefangenschaftszucht bei Brandmäusen, *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771). — Z. Säugetierk. 37: 359—362.

Wilson, D. S., A. B. Clark, K. Coleman & T. Dearstyne (1994): Shyness and boldness in humans and other mammals. — Trends Ecol. Evol. 9: 442—446.

Yoshida, H. (1971): Small mammals of Mt. Kiyomizu, Fukuoka Pref. — J. Mamm. Soc. Japan 5: 123—129.

Yu, H.-T. (1993): Natural history of small mammals of subtropical montane areas in central Taiwan. — J. Zool. Lond. 231: 403—422.

Zagorodniuk, I. V. (1993): Identification of East European *Sylvaemus sylvaticus* (Rodentia) and their geographic occurrence. — Vestnik zool. 6'93: 37—47.

Zimmermann, K. (1962): Die Untergattungen der Gattung *Apodemus* Kaup. — Bonn. zool. Beitr. 13: 198—208.

Dr. H.-J. Pelz, Dr. H. Gemmeke, Institut für Nematologie und Wirbeltierkunde, Toppheideweg 88, D-48161 Münster. — Dr. R. Hutterer, Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn. — Dr. U. Jüdes, Institut für die Pädagogik der Naturwissenschaften (IPN) an der Universität Kiel, Olshausenstr. 62, D-24098 Kiel.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 248	Bonn, Juni 1996

Book Review

Bubenik, G. A. & A. B. Bubenik, Eds. (1990): *Horns, Pronghorns, and Antlers: Evolution, Morphology, Physiology, and Social Significance.* 562 pp., 204 Ill. Springer, New York.

This book contains 19 chapters written by 19 authors, among them the two editors. All deal with either evolution and morphology or with physiology, genetics, and behaviour of horns, pronghorns, and antlers. In the first chapter of more than 100 printed pages, Anthony B. Bubenik gives an interesting and stimulating lecture on the evolution of horns, pronghorns, and antlers. This as well as many of the following contributions are carefully illustrated. The evolution of cranial appendages is considered by Christine M. Janis, and especially in Giraffoidea by Charles S. Churcher. The families Muntiacidae and Cervidae are reviewed by Colin P. Groves and Peter Grubb. Alan W. Gentry reviews the evolution and dispersal of African Bovidae. The second part of the book deals with aspects of physiology, genetics, and behaviour. A kind of monograph of the pronghorn is given by Bart W. O'Gara. Various aspects of antler development, endrocrine regulation, neural control, experimental induction, antler cycles, effects of nutrition and social status, genetic variability, and use of antlers in biomedical research are described by Ludek Bartos, Robert D. Brown, George A. Bubenik, Charles S. Churcher, Peter F. Fennessy, Richard J. Goss, Zbigniew Jaczewski, Kim T. Scribner, Antoine J. Sempéré, Michael H. Smith, James M. Suttie, Teodor Stelmasiak, and Simone van Mourik.

The variety of subjects and authors along with the beautiful illustrations make this book a stimulating lecture and a must for all people scientifically interested in horned mammals.

R. Hutterer (Bonn)

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 249—260	Bonn, Juni 1996

Die Alpenwaldmaus (*Apodemus alpicola* Heinrich, 1952) in Österreich
Mammalia austriaca 21

F. Spitzenberger & H. Englisch

Abstract. Out of 4165 *Apodemus* specimens deposited in the mammal collection of the Natural History Museum in Vienna 144 specimens were determined as *A. alpicola* by correlating the sum of incisive depth and length of maxillary tooth row with the relative length of the diastema and by considering the relative tail length and coloration as well as pelage characters. The summer pelage of adult *A. alpicola* is denser and softer than in *A. flavicollis* and *sylvaticus. A. alpicola* is distributed in the Northern and Central Alps from Vorarlberg to Lower Austria (with one exception) north of the main chain. It is recorded here for Northern Tyrol, Salzburg and Lower Austria for the first time. Ecologically its distribution comprises mainly the montane (53 localities), but also the subalpine (14 localities) and submontane (3 localities) zone in altitudes between 550 and 1900 m above sea level. A varying combination of boulders and stones, water and open grassy areas is characteristic for its habitats. Duration of the breeding season seems to be similar to *A. flavicollis*: Young specimens start to reproduce in May, males cease to reproduce end of August/beginning of September. Litter size varies between 2—8 (embryos) or 10 (uterine scars). The average litter size of 22 pregnancies was 5.22. Maximum size of testes is the same as in *A. flavicollis* and *A. sylvaticus*.

Key words. Mammalia, Muridae, *Apodemus alpicola*, distribution, biology, Austria.

Einleitung

Die Unterscheidung alpiner österreichischer *Apodemus flavicollis* und *A. sylvaticus*, die sich in Größe und Färbung sehr ähneln, ist durch das Vorkommen einer dritten *Apodemus*-Art im Gebiet, die Merkmale der beiden anderen Arten vereinigt, noch zusätzlich erschwert. Dieses Problem wird gut durch die Bemerkungen O. Wettsteins (1926) über den vermutlich ersten österreichischen *alpicola*-Beleg B 197 vom 8. August 1921 aus Trins gekennzeichnet: „Immerhin findet man auch intermediäre oder Übergangsstücke (zwischen *A. flavicollis* und *sylvaticus*), bei denen die einzelnen Merkmale sich überkreuzen; ... besonders auffällig ist Nr. 50 (der Liste) mit nicht abgenützten Zähnen, geringer Körpergröße, Färbungstypus einer *sylvaticus*, aber abnorm langer Hinterfußsohle". Heinrich (1951) erkannte zwar das Vorkommen einer dritten *Apodemus*-Form, nämlich *alpicola* in den Bergen S Admont (Steiermark), gelangte jedoch gerade nach dem steirischen Material zur Ansicht, daß es sich bei *alpicola* um eine Vertikalrasse von *A. flavicollis* handle. Auch Bauer et al. (1967) ordneten die Exemplare aus Gortipohl (Montafon) richtig *alpicola* zu, erkannten aber die artliche Selbständigkeit dieser Form nicht.

Daß es sich bei *Apodemus alpicola* um eine eigene Art handelt (Storch & Lütt 1989; Vogel et al. 1991), wurde bezeichnenderweise erst aufgeklärt, nachdem das Fehlen jeglicher Bastardierung zwischen *A. flavicollis* und *A. sylvaticus* erwiesen war (Niethammer 1969).

Material und Methode

Material

Aus einem Material von 4165 österreichischen *Apodemus*-Belegen in der Säugetiersammlung des Naturhistorischen Museums Wien (NMW) konnten 144 als *Apodemus alpicola* bestimmt werden (siehe Dokumentation).

Methode

Die Belege wurden nach der Zahnabkauung (Steiner 1968) Altersklassen (Ak) zugeordnet. Mit Ausnahme der Ak 1 waren alle Ak vertreten. In Anlehnung an Storch & Lütt (1989) wurden bei den metrischen Analysen die Ak 2—6 ebenso wie die beiden Geschlechter gemeinsam behandelt. Die Schädelmaße wurden mit einer Schieblehre genommen.

Das gesamte österreichische *Apodemus*-Material (n = 4165) wurde mit Hilfe morphometrischer Methoden artlich bestimmt. Alle Berechnungen wurden mit dem Statistik-Programmpaket SPSS am EDV-Zentrum der Universität Wien von H. Englisch durchgeführt. Als Ausgangsinformation über *A. alpicola* dienten die an Vorarlberger Individuen genommenen Originalmaße, die uns G. Storch zur Verfügung stellte.

Storch & Lütt (1989) ordneten die von ihnen untersuchten Vorarlberger Individuen in einem Diagramm, in dem die Summe (ZAHN) aus der Dicke der oberen Incisiven (ID) und der Länge der oberen Backenzahnreihe (oZr) mit der Diastemalänge (Dia) korreliert wird, den Arten *A. sylvaticus*, *A. flavicollis* und *A. alpicola* zu. Dabei hebt sich *A. alpicola* durch die größeren Werte von Dia von den beiden anderen Arten ab.

Bei Untersuchung des wesentlich umfangreicheren gesamtösterreichischen *Apodemus*-Materials zeichnen sich jedoch die bei Storch & Lütt (1989) relativ gut erkennbaren Grenzen zwischen den Punktwolken nur schwach ab, so daß die Zuordnung zu einer der drei Arten nicht mehr klar ersichtlich ist (Abb. 1).

Bei Korrelation der auf die Condylobasallänge (Cbl) bezogenen relativen Diastemalänge (rDia), auf deren Eignung als *alpicola*-Merkmal bereits Reinwaldt (1955) hingewiesen hatte, mit ZAHN setzt sich jedoch ein Teil der untersuchten Belege als eigener Punktschwarm deutlich ab (Abb.2).

Um zu prüfen, ob es sich bei diesem Punktschwarm tatsächlich um *A. alpicola* handelt, wurden mehrere in der Wahl der eingesetzten Variablen und Algorithmen unterschiedliche Ansätze von Clusteranalysen durchgeführt, die weitgehend übereinstimmend eine dem in Abb. 2 wiedergegebenen Korrelationsdiagramm entsprechende Gliederung des Materials ergaben.

Zahlreiche Maße und Maßkombinationen wurden auf ihre Unterschiede zwischen den erhaltenen Gruppen geprüft und als Grundlage einer diskriminanzanalytischen Zuordnung von Schädelbelegen aus ganz Österreich genommen.

Ergebnisse

Artbestimmung, Beschreibung

Als Ergebnis der angeführten Berechnungen erwies sich eine Diskriminanzfunktion mit rDia, ZAHN, dem Produkt aus oZr und Breite des M1 sup., sowie dem Produkt von ZAHN mit der Hinterfußlänge (Hf) zur morphometrischen Trennung der *Apodemus*-Arten als am besten geeignet (Tab. 1). Mittels dieser Funktion wurden Vorarlberger *alpicola* und *sylvaticus* zu 100 % und *flavicollis* zu 97.4 % zu den Gruppen gestellt, die sich bereits bei der vorherigen Bestimmung anhand des Korrelationsdiagramms ergeben hatten.

Die diskriminanzanalytische Zuordnung von im Randbereich der Punktschwärme gelegenen Individuen wurde mit Hilfe anderer Maße und Maßkombinationen (z. B. Produkt aus Cbl und Jochbogenbreite, Cbl und ZAHN, Hf und Länge des Foramens incisivum) überprüft. Fragliche Belege wurden hierbei als nicht bestimmbar ausgeschieden, in Einzelfällen auch einer anderen Art zugeordnet. Schließlich wurde in 28 Fällen die auf morphometrischem Weg erzielte Artbestimmung durch Überprüfung

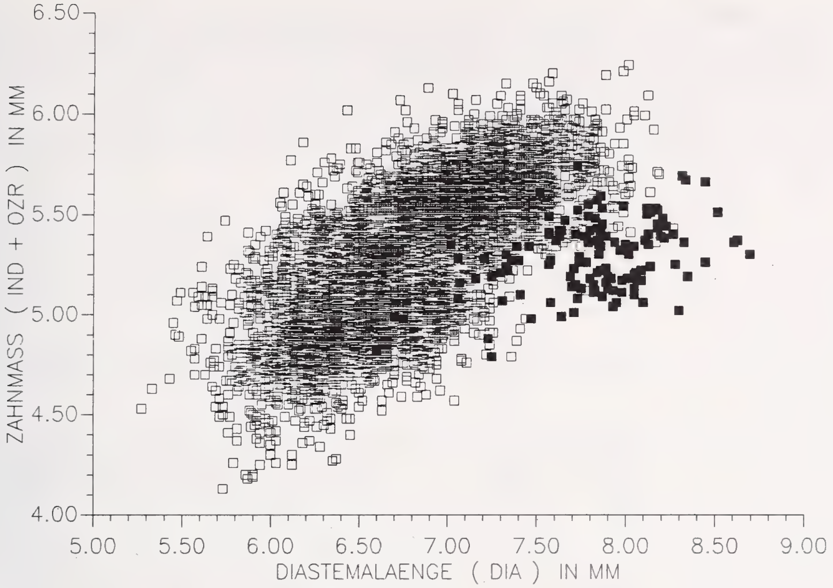


Abb. 1: Korrelation zwischen der Länge des Diastemas und ZAHN (ID + oZr) österreichischer *Apodemus*-Belege der Altersklassen 2—6. Die als *A. alpicola* bestimmten Individuen sind schwarz hervorgehoben.

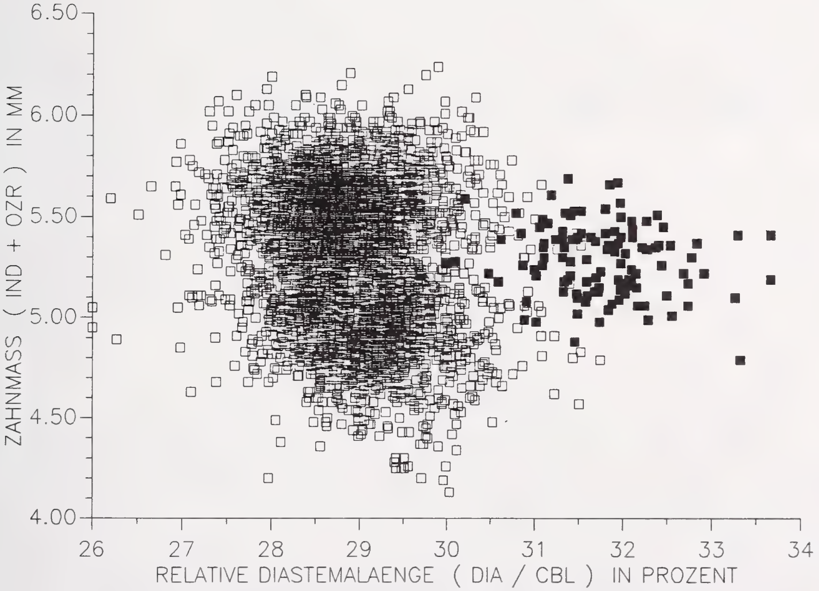


Abb. 2: Korrelation zwischen relativer Diastema-Länge und ZAHN (ID + oZr) österreichischer *Apodemus*-Belege der Altersklassen 2—6. *A. alpicola* schwarz hervorgehoben.

Tabelle 1: Koeffizienten, Eigenwerte und prozentuale Anteile an der Erklärung der Gesamtvarianz für die beiden standardisierten kanonischen Diskriminanzfunktionen (CV1 und CV2) zur Bestimmung von Schädelbelegen österreichischer Vertreter der Gattung *Apodemus* ohne *A. microps* (BOX's M = 21.265; DF = 20, 45778.5; sign. = 0.447). rDia = rel. Diastema-Länge (bezogen auf Condylobasallänge), ZAHN = Summe aus der Dicke der oberen Incisiven und der oberen Backenzahnreihe, DENS = Länge der oberen Zahnreihe x Breite des M1 sup., VAR1 = ZAHN x Länge der Hinterfußsohle.

	rDia	ZAHN	DENS	VAR1	Eigenwert	% Varianz
CV1	0.961	—0.412	0.472	0.295	8.08663	64.65
CV2	—0.200	0.643	0.149	0.238	4.42425	35.35

der Färbungs- und Fellmerkmale anhand der Bälge durch F. Spitzenberger nochmals verändert.

Hierbei erwiesen sich außer den bereits von früheren Autoren (Heinrich 1951 bis Storch & Lütt 1989) beschriebenen Merkmalen, wie große relative Schwanzlänge und Färbung (graue Unterseite, unscharfer Übergang zwischen Rücken- und Bauchfärbung, Form des Halsflecks — Abb. 3), die Besonderheiten der Fellstruktur von *Apodemus alpicola* als nützlich. Das Sommerfell adulter Alpenwaldmäuse ist im Vergleich zu den beiden anderen Arten wolliger und dichter, jedoch nicht länger.

Tab. 2 zeigt die Körper- und Schädelmaße österreichischer *A. alpicola.*

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß österreichische *Apodemus alpicola* unter Zuhilfenahme des Korrelationsdiagramms von rDia und ZAHN mit großer Sicherheit zu bestimmen sind (Abb. 2).

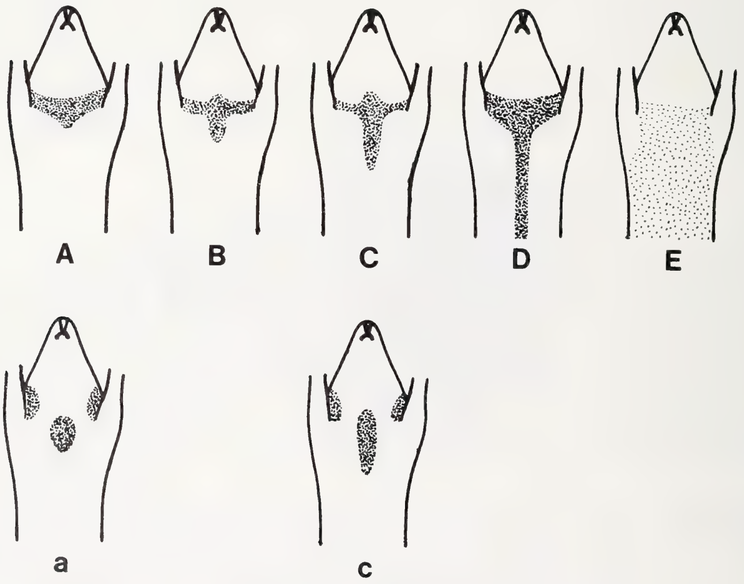


Abb. 3: Verteilung der Varianten der Unterseitenfärbung von 103 *Apodemus alpicola* in Österreich. A 15.5 %, B 14.5 %, C 15.5 %, D 3.9 %, E (ganze Unterseite gelb überhaucht) 0.97 %, a 31.1 %, c 18.4 %.

Tabelle 2: Körper- und Schädelmaße österreichischer *Apodemus alpicola*; Angaben in mm (rDia in %). Maße nach Handbuch der Säugetiere Europas, Band 1 (1978). Kr = Kopfrumpflänge, S = Schwanzlänge, Hf = Hinterfußlänge, Gew = Gewicht (ohne trächtige ♀), Cbl = Condylobasallänge, oZr = Länge der oberen Backenzahnreihe, Dia = Länge des Diastemas, ID = Dicke der oberen Incisiven, Fori = Länge der Foramina incisiva, M1 sup. B = Breite des M1 sup., ZAHN = ID + oZr, rDia = relative Länge des Diastemas.

	Ak	n	$\bar{x}$	s	min—max
Kr	4—6	50	101.82	5.27	85—114
S	4—6	48	116.90	6.71	111—136
Hf	2—6	125	24.04	0.76	22.4—26.0
Gew	4—6	42	30.82	4.11	23.6—42.0
Cbl	3—6	123	24.61	1.15	21.49—27.05
Dia	3—6	141	7.80	0.40	6.43—8.70
Fori	3—6	141	5.68	0.36	4.63—6.66
oZr	3—6	141	3.98	0.15	3.65—4.37
ID	3—6	140	1.30	0.11	0.93—1.61
M1 sup. B	3—6	142	1.26	0.05	1.13—1.44
ZAHN	3—6	139	5.29	0.18	4.79—5.74
rDia	3—6	123	31.74	0.72	29.92—33.66

Verbreitung in Österreich (Abb. 4, Dokumentation)

Die österreichische Verbreitung der Alpenwaldmaus umfaßt die Ostalpen von Vorarlberg bis Niederösterreich und schließt somit an die bereits bekannten Vorkommen in Liechtenstein (v. Lehmann & Knecht 1970), im Ostschweizer Unterengadin und Münstertal (v. Lehmann 1973) und im Allgäu und in Berchtesgaden (Heinrich 1951) an. Der östlichste bekannte Fundort ist der Obersee bei Lunz am See in Niederösterreich. Für Tirol, Salzburg und Niederösterreich wird *A. alpicola* hiermit zum ersten Mal nachgewiesen.

Das Verbreitungsgebiet beschränkt sich auf die Nördlichen Kalkalpen und die Zentralalpen. Mit Ausnahme eines Osttiroler Fundorts (Matreier Tauernhaus, Storch in litt.) liegen alle 70 österreichischen Vorkommen nördlich des Alpenhauptkamms. Weiter im Westen (Ostschweiz, v. Lehmann 1973 und Aostoatal, Vogel et al. 1991) wurden jedoch südlich des Alpenhauptkamms gelegene Vorkommen der Alpenwaldmaus bekannt.

Landschaftliche Verteilung (Tab. 3)

Der langgestreckte nördliche Teil des österreichischen Verbreitungsgebietes von *Apodemus alpicola* (Bregenzer Wald bis Lunz/See) umfaßt die montane und subalpine Stufe (und ein submontanes Vorkommen im Salzkammergut) des nördlichen randalpinen Fichten-Tannen-Buchenwaldgebietes (nach Mayer 1971). Große Teile des in diesem Waldgebiet gelegenen Verbreitungsgebietes liegen in den niederschlagreichsten Gegenden (Jahresniederschlag bis mindestens 1750 mm) Österreichs. Geringe Temperaturgegensätze zwischen Sommer und Winter ergeben hier ein subozeanisches Klima.

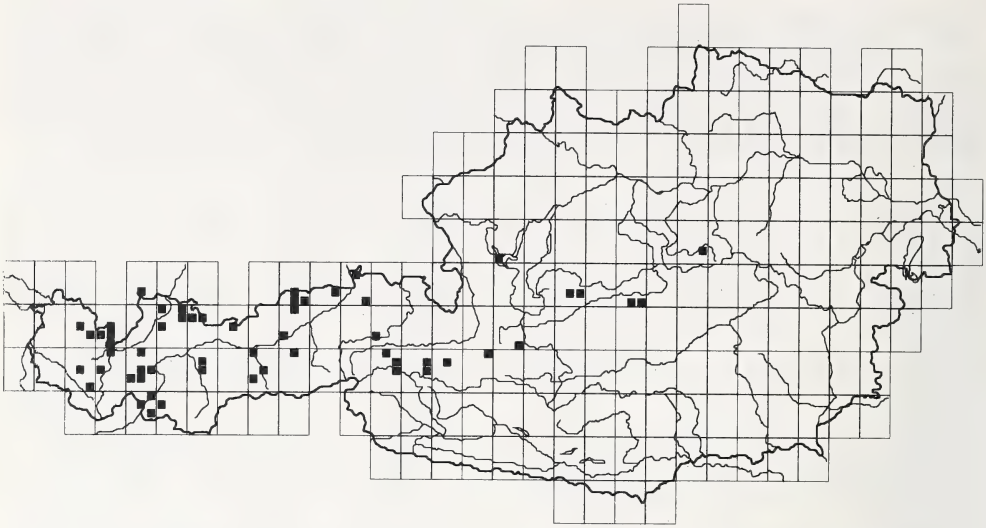


Abb. 4. Verbreitung von *Apodemus alpicola* in Österreich. Rastereinheit 3 x 5 geographische Minuten.

Südlich anschließende Vorkommen der Alpenwaldmaus (Montafon, Lechtal, Inntal) liegen im nördlichen Wuchsbezirk des zwischenalpinen Fichten-Tannenwaldgebietes in der montanen und subalpinen Stufe. Dieses Gebiet ist ebenfalls durch hohe Jahresniederschlagsmengen (900—1500 mm) und besonders schneereiche Winter gekennzeichnet.

Der südliche Rand des Vorkommensgebietes umfaßt das inneralpine Fichtenwaldgebiet und das inneralpine Fichten-Tannenwaldgebiet am Nordabfall der Hohen und Niederen Tauern vom Oberinntal bis zu den Radstädter Tauern. Diese beiden Waldgebiete sind durch niederschlagsarmes, kontinental geprägtes Klima gekennzeichnet. Hier leben Alpenwaldmäuse von der montanen (zweimal auch in der submontanen) bis zur hochsubalpinen Stufe.

Tabelle 3: Verteilung der österreichischen Fundorte von *Apodemus alpicola* auf Waldgebiete und Wuchsbezirke nach Mayer (1971).

	Fundorte
Inneralpines Fichtenwaldgebiet	
Zentraler Wuchsbezirk	12
Randlicher Wuchsbezirk	6
Inneralpines Tannen-Fichtenwaldgebiet	
Östlicher Wuchsbezirk	1
Westlicher Wuchsbezirk	8
Zwischenalpines Fichten-Tannenwaldgebiet	
Nördlicher Wuchsbezirk	12
Nördliches randalpines Fichten-Tannen-Buchenwaldgebiet	
Westlicher und mittlerer Wuchsbezirk	26
Östlicher Wuchsbezirk	5

Höhenverbreitung (Tab. 4)

Die Alpenwaldmaus wurde in Österreich zwischen 550 m ü. A. in St. Gilgen (Salzkammergut) bis 1900 m ü. A. (Radurschltal) gefunden. Die meisten (n = 30) Fundorte liegen zwischen 900 und 1100 m Seehöhe in der montanen Zone. Lediglich ein Viertel der bekannten Fundorte liegt in der subalpinen Stufe über 1400 m ü. A., und nur an drei Stellen wurde *A. alpicola* aus der submontanen Stufe bekannt.

Tabelle 4: Höhenverbreitung sämtlicher Fundorte von *Apodemus alpicola* in Österreich nach Höhenmetern und Höhenstufen (nach Mayer 1971).

									2	3	4	3	2	subalpin n = 14
		2	3	19	11	8	6	4	montan n = 53					
2	1	submontan n = 3												
-600	-700	-800	-900	-1000	-1100	-1200	-1300	-1400	-1500	-1600	-1700	-1800	-1900	m ü. A.

Habitat

Heinrich (1951) lernte *Apodemus alpicola* als „hochalpine“, zwischen 1000 m und 2000 m Seehöhe im wesentlichen über der Baumgrenze verbreitete Form kennen, die ihre Baue in Geröll und unter Steinen anlegte und sich vor allem von Grassamen und Beeren auf offenen Flächen wie Steilhängen und Almwiesen, aber auch *Petasites*-Samen in Bachnähe ernährte. Storch & Lütt (1989) entdeckten sympatrisches Vorkommen der drei im Gebiet vertretenen *Sylvaemus*-Arten in steilem Hangwald in Vorarlberger Bachtälern. Das Habitat der Alpenwaldmaus waren lichtere, häufig feuchte Stellen mit starkem Bodenrelief und guter Deckung.

Wie die folgende Aufstellung der Zahl gefangener *A. alpicola* pro Lebensraum zeigt, stammen die ostalpinen Alpenwaldmäuse aus einer Vielfalt von Habitaten, die jedoch wenigstens eines der folgenden Elemente: Geröll-Steinblöcke, Wasser und offene, grasige Flächen enthielten.

Bachaue in montanem Wald, häufig auf Schotter oder Geröll, steinig und steinige Uferbefestigungen n = 37,
Tümpel, Quellaustritte in montanem Wald n = 7,
Feuchte Wiese mit bemoosten Steinblöcken in montanem Wald n = 6,
Hochstaudenflur mit Gerinne n = 4,
Rutschhang mit liegendem alten Gras, stellenweise sehr naß n = 2,
Steilhang mit Grauerlen, Farnen, Wasserrinnen n = 1,
Blockhang mit Zwergstrauchheide, Weiderasen-Einschluß n = 1,
Mähwiese von halbtrocken bis feucht n = 1,
Almwiese mit Almhütten, Schafweide n = 12,
Trockener, grasiger Schlag in Fichtenwald, Weideflächen, Gerinne n = 6,
Schlag mit Himbeeren, krautig und grasig n = 6,
Vergraster Lärchen-Fichtenhang, Südlage n = 4,
S-Hang mit trockenem, thermophilen Laubmischwald, Hecken, Steinmauern n = 20,
Speisekammer n = 2.

Bionomie

Altersaufbau, Fortpflanzung

Das Material stammt aus den Monaten Mai bis Oktober und ist daher für bionomische Fragestellungen nur beschränkt geeignet. Da die drei bisher untersuchten mitteleuropäischen *Sylvaemus*-Arten durch unterschiedliche bionomische Merkmale charakterisiert sind (Pelikán 1964, 1966; Steiner 1968; Kratochvíl 1971), erschien es dennoch interessant, die bionomischen Verhältnisse der Alpenwaldmaus in diesen Monaten zu analysieren.

Mai

Von 12 ♂ befindet sich je eines in den Altersklassen 2 (26. Mai) und 3 (30. Mai). Es handelt sich um diesjährige Jungtiere. Die Hoden des ♂ der Altersklasse 2 sind noch klein (4.8 x 3 mm), die des ♂ der Altersklasse 3 jedoch bereits voll aktiv (12.8 x 8 mm). Die übrigen ♂ gehören den Altersklassen 4 und 5 an und sind ausnahmslos sexuell aktiv. Ihre Hodenmaße schwanken zwischen 11 x 7 mm und 16 x 7.5 mm.

Von 14 ♀ sind drei diesjährige Jungtiere. Eines davon gehört der Altersklasse 2 an. Es wurde am 8. 5. gefangen und zeigt keine Anzeichen sexueller Aktivität. Von zwei ♀ der Altersklasse 3 ist eines im post partum-Zustand (8. 5.), und das andere (30. 5.) weist Uterusnarben auf. Alle anderen ♀ gehören den Altersklassen 4—6 an. Sie sind gravid (n = 2), säugen zusätzlich (2) bzw. säugen und weisen Uterusnarben auf (n = 5). Ein ♀ der Altersklasse 4 hat einen leeren Uterus und keine Narben, eines der Altersklasse 5 hat zwar einen stark durchbluteten Uterus, doch kein Milchdrüsengewebe.

Juni

Die sechs ♂ gehören den Ak 4—6 an, eines davon (Altersklasse 4) hat kleine (5.5 x 3 mm) abdominale Hoden. Von vier ♀ gehört eines der Ak 3 an und tritt gerade in die Fortpflanzung ein (Uterus erweitert), die anderen haben undeutlich Narben.

Juli

Die drei ♂ (Ak 3 bzw. 5) haben große Hoden (maximal 14 x 8 mm), ein ♀ (Altersklasse 4, 28. Juli) hat noch Foeten, das andere säugt und weist deutliche Uterusnarben auf.

August

Von 15 ♂ sind zwei der Ak 3 (16 x 8 mm, 12 x 6 mm) und eines der Ak 6 (12 x 7 mm — 27. August) noch sexuell aktiv. Eines der Ak 4 hat kleine (6 x 3.8 mm), abdominale Hoden. Die restlichen ♂ gehören den Ak 2—3 an und haben kleine Hoden (zwischen 3.4 x 2.3 und 5 x 3 mm). Von 17 ♀ weisen nur noch drei (Ak 3 bzw. 5) Uterusnarben auf. Eines säugt noch am 17. August. Die anderen befinden sich in den Ak 2—3 und haben inaktive Uteri.

September

Ein ♂ (Ak 4) hat rückgebildete Testes (6. Sept.), bei den anderen 20 sind die Hoden klein geblieben (Hodenmaße zwischen 2.0 x 1.5 mm und 5.0 x 2.8 mm). Uterusnarben sind noch bei vier Weibchen (Ak 4—6) zu finden (bis 28. September), bei allen anderen (n = 13, Ak 2—3) sind die Uteri inaktiv.

Oktober

Vier inaktiven ♂ und ♀ der Altersklassen 2—3 steht ein Weibchen mit deutlich sichtbaren Uterusnarben (Ak 5) gegenüber (alle 5. Oktober).

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Dauer der Fortpflanzung der Alpenwaldmaus (Material aus ganz Österreich) am ehesten *Apodemus flavicollis* gleicht (Steiner 1968, Niethammer 1978) und somit deutlich kürzer als bei *Apodemus sylvaticus* ist (Mähren — Pelikán 1964): Diesjährige Jungtiere treten im Mai in die Ak 3 ein und nehmen an der Fortpflanzung teil, die sexuelle Aktivität der Männchen endet Ende August/Anfang September.

Die maximale Hodengröße entspricht der von *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* (Kratochvíl 1971).

Wurfgröße (Tab. 5)

Die durchschnittliche Wurfgröße von 5.22 Embryonen liegt in der Mitte zwischen den durchschnittlichen Wurfgrößen von *A. flavicollis* (5.04) und *A. sylvaticus* (5.57) in Mähren, die aus sehr umfangreichem Material errechnet wurden (Pelikán 1966).

Tabelle 5: Wurfgrößen österreichischer *Apodemus alpicola* nach Embryonen und Uterusnarben.

Monat	Embryonen							Uterusnarben								
	2	3	4	5	6	7	8	2	3	4	5	6	7	8	9	10
V	1				3		1	1		2	1	1				
VII							1								1	
VIII											1	1			1	
IX										4	1					2

Dokumentation

Vorarlberg

47 34/10 25, 1100 m, W Jungholz, Bildstein (Storch in litt.)

47 22/ 9 58, 880 m, Bizauerbach, Höhe Greußnigvorsäß, Bizau: 1 ♂ (1B+1S) 4. Juni 1991 (NMW 42038) Spitzenberger, Weiß leg.

47 21/10 11, 1100 m, Riezlern, Mittelberg (Storch & Lütt 1989)

47 20/10 10, 1120 m, Hirschegg, Mittelberg (Storch & Lütt 1989)

47 18/10 01, 920 m, W Untschele Schoppernau: 1 ♂, 1 ♀ (2B+2S) 29. Mai 1978 (NMW 33553-4) Herzig leg.

47 18/10 07, 1290 m, Bärguntbach, Mittelberg (Storch & Lütt 1989)

47 15/10 10, 1700 m, Wannenkopf, Warth: 1 ♀ (1B+1S) 10. Juni 1978 (NMW 33573) Herzig leg.

47 07/10 05, 1100 m, Klösterle (Vogel et al. 1991)

47 05/ 9 58, 920 m, Silbertal (Storch & Lütt 1989)

47 00/10 00, 910 m: Gortipohl, St. Gallenkirch: 2 ♂, 2 ♀ (4B+4S) 11. Juni 1966 (NMW 10763-66, Bauer et al. 1967)

Tirol

47 40/12 14, 940 m, N Ank, Niederndorferberg: 1 ♂ (1B + 1S) 27. Aug. 1977 (NMW 31435) Herzig leg.

47 35/12 04, 860 m, Hinterthiersee, Thiersee (Storch in litt.)

47 33/11 44, 1000 m, S-Zufluß des Ampelbachs, Achenkirch: 1 ♂, 1 ♀ (2B + 2S) 23. Mai 1977 (NMW 26538-39) Herzig leg.; 960 m, Pulveraste, Steinberg am Rofan: 2 ♂, 5 ♀ (6B + 7S) 17. Aug. 1976 (NMW

24164-68, 24192-93) Herzig leg.; 960 m, SE Köglköpfl, Achenkirch: 1 ♂, 1 ♀ (2B + 2S) 18. Aug. 1976 (NMW 24169-70) Herzig leg.

47 33/11 45, 1020 m, Weißbachlstraße, Steinberg am Rofan: 1 ♂ (1B + 1S) 26. Mai 1977 (NMW 26540) Herzig leg.

47 32/11 45, 1000 m, Untere Bergalm, Steinberg am Rofan: 2 ♂ (2B + 2S) 13. Aug. 1976 (NMW 24154, 24158) Herzig leg.

47 31/12 18, 800 m, Sonnseite, Ellmau (Storch in litt.)

47 29/11 43, 1487 m, Kögl Alm, Achenkirch: 1 ♂ (1B + 1S) 21. Aug. 1976 (NMW 24174) Herzig leg.

47 28/10 37, 1180 m, W-Abhang des Hahnenkamm, Nesselwängle: 1 ♀ (1B + 1S) 30. Mai 1977 (NMW 26542) Herzig leg.; 1110 m, Warpsbach bei Gaicht, Weißenbach am Lech: 1 ♂, 1 ♀ (2B + 2S) 30. Mai 1977 (NMW 26543-4) Herzig leg.

47 27/10 45, 992 m, NE Heiterwang (Storch in litt.)

47 25/10 45, 1600 m, Heiterwanger Hochalpe, Berwang (Storch in litt.)

47 25/10 49, 1100 m, Lähn, Bichlbach: 1 ♀ (1B + 1S) 2. Juni 1977 (NMW 26548) Herzig leg.

47 24/10 47, 1150 m, Kleinstockach, Berwang (Storch in litt.)

47 24/10 51, 1080 m, Riegebach NW Obergarten, Lermoos: 1 ♂ (1B + 1S) 3. Juni 1977 (NMW 26547) Herzig leg.

47 24/10 53, 992 m, Lermoos (Storch in litt.)

47 24/10 55, 995 m, Ehrwald (Storch in litt.)

47 23/11 14, 990 m, W Scharnitz: 1 ♂, 4 ♀ (3B + 5S) 5. Okt. 1976 (NMW 24369-70, 24377-8, 24380) Herzig leg.

47 21/10 38, 1180 m, Namloser Bach W Namlos: 3 ♂, 5 ♀ (8S) 7. Aug. 1989 (NMW 41926-33) Bauer, Spitzenberger, Weiß leg.

47 17/11 38, 660 m, Weer: 1 ♂ (1B + 1S) 27. Juli 1974 (NMW 26224) Habersohn leg.

47 16/10 11, 1460 m, N Gehren, Steeg: 1 ♂ (1B + 1S) 9. Juni 1978 (NMW 33478) Herzig leg.

47 14/10 14, 1550 m, 1 km E Vorderbockbachalm, Steeg: 1 ♂, 3 ♀ (4 S) 10. Aug. 1989 (NMW 41941-44) Bauer, Spitzenberger, Weiß leg.

47 13/10 27, 1320 m, Madautal, Parseierbachbrücke, Zams: 4 ♂, 3 ♀ (7S), 8. Aug. 1989 (NMW 41934-40) Bauer, Spitzenberger, Weiß leg.

47 13/11 23, 779 m, Ahrntal, Innsbruck: 2 ? (2B + 2S) 12. Dez. 1939 (NMW 26434, 26447), Psenner leg.

47 12/1142, 1850 m, Nafingalm, Weer: 2 ♀, 2 ? (2B + 4S) 14.Sept.1972 (NMW 15017), 17. Sept. 1972 (NMW 15027,29), 23.Sept.1973 (NMW 16477) Habersohn leg.

47 09/10 55, 971m, Renne Bach, Umhausen: 1 ♂ (1B+1S) 11. Sept. 1978 (NMW 33697), Herzig leg.

47 08/10 31, 1000 m, Schmitte, Grins: 1 ♂, 1 ♀ (1B + 2S + 1 Skel.) 14. Mai 1980 (NMW 34871,73) Bauer, Herzig leg.

47 08/10 55, 1100 m, Muhrbach, Umhausen: 1 ♀ (1B+1S) 13. Sept. 1978 (NMW 33695) Herzig leg.

47 08/11 27, 990 m, Matreiwald, Matrei am Brenner: 1 ♀ (1B + 1S) 2. Sept. 1957 (NMW 9210) Wettstein leg.

47 07/10 29, 600 m, Am Steig, Strengen: 1 ♂, 3 ♀ (4B + 4S) 4. Juli 1956 (NMW 9213-4), 30. Aug. 1957 (NMW 9211-2) Wettstein leg.

47 07/12 30, 1600 m, Matreier Tauernhaus, Matrei in Osttirol (Storch in litt.)

47 05/11 24, 1230 m, Greiten, Trins: 1 ♀ (1B+1S) 17. Aug. 1939 (NMW 16810) Wettstein leg.

47 04/10 25, 1000 m, Seßlebene, Kappl: 1 ♂, 1 ♀ (2B + 2S) 15. Mai 1980 (NMW 34874-5) Herzig leg.

47 04/11 23, 1382 m, Padaster Wasserfall, Trins: 1 ♂? (1B + 1S) 8. Aug. 1921 (NMW B 197) Wettstein leg.

47 03/1022, 1040 m, 1 km SE Kappl: 2 ♂, 1 ♀ (3B + 3S) 16. Mai 1980 (NMW 34876-8) Herzig leg.

46 58/10 31, 990 m, S-Hang über Pfunds: 4 ♂, 2 ♀ (6B + 6S) 26. Sept. 1977 (NMW 32018-9, 33317-20) Herzig, Rainer, Wolff leg.

46 57/10 30, 980-1020 m, nahe Kajetansbrücke, Pfunds: 1 ♂, 4 ♀ (5B + 5S) 28. Sept. 1977 (NMW 32027, 33324-7) Bauer, Herzig, Rainer, Wolff leg.

46 57/10 31, 970 m, Am Feld, Pfunds: 6 ♂, 3 ♀ (9B + 9S) 27. Sept. 1977 (NMW 32021-26, 33321-3) Bauer, Herzig, Rainer, Wolff leg.

46 56/10 35, 1550-1660 m, Gelbbühelalpe, Pfunds: 5 ♂, 1 ♀ (5B + 6S) 22. Sept. 1977 (NMW 32016, 33332), 29. Sept. 1977 (NMW 33328-31), Bauer, Herzig, Rainer, Wolff leg.

46 55/10 35, 1614-1700 m, Radurschltal, Umgebung Jagdhütte Wildmoos, Pfunds: 2 ♂, 2 ♀ (2B + 4S) 19. Sept. 1977 (NMW 33307-8), 6. Sept. 1990 (NMW 42082-3), Bauer, Englisch, Spitzenberger leg.

46 54/10 29, 1240 m, 1 km NW Nauders: 2 ♀ (2B + 2S) 17. Mai 1980 (NMW 34879-80) Herzig leg.

46 54/10 37, 1900 m, Umgebung Radurschlhaus, Pfunds: 3 ♂, 3 ♀ (6B + 6S), 21.-23. Sept. 1977 (NMW 33311-6) Herzig leg.
46 53/10 30, 1400 m, Nauders: 3 ♂, 1 ♀ (4B + 4S) 4.-5. Mai 1972 (NMW 14686-8, 14698) Bauer, Habersohn, Wolff leg.

Salzburg
47 46/13 21, 546 m, St.Gilgen: 1 ♂ (1B + 1S) 2. Aug. 1974 (NMW 26185) Habersohn leg.
47 18/12 24, 1080 m, Paß Thurn, Jochberg (Storch in litt.)
47 15/13 33, 1800 m, NW Hundsfeldsee, Obertauern, Untertauern: 1 ♂ (1B + 1S) 5. Juli 1977 (NMW 33090) Herzig leg.
47 13/12 38, 1100 m, Schößwendalm, Mittersill: 2 ♂ (2B + 2S) 15.Juli 1986 (NMW 42693-4) Bauer et al. leg.
47 12/13 16, 1720 m, Draugsteinhütte, Großarl: 1 ♀ (1S) 3. Jänner 1975 (NMW 19320) Ernst leg.
47 11/12 31, 1341 m, Taimeralm, Mittersill: 1 ♀ (1B + 1S) 14. Juli 1986 (NMW 42692) Bauer et al. leg.
47 11/12 58, 957 m, Wörth, Rauris: 1 ♂ (1S) Juli 1963 (NMW 9115) Wendland leg.
47 09/12 48, 1260 m, Wiesbach im Ferleiten Tal, Fusch/Großglocknerstraße: 1 ♂, 1 ♀ (2B + 2S) 8. Mai 1977 (NMW 24466-7) Spitzenberger leg.; 1270 m, Vögerlalm, Fusch/Großglocknerstraße: 1 ♂, 3 ♀ (3B + 4S) 8.-9. Mai 1977 (NMW 24468-70,74) Herzig, Spitzenberger, Winding leg.
47 08/12 48, 1200 m, Mündung Taurbach in Fuscher Ache, Fusch/Großglocknerstraße: 1 ♀ (1B + 1S) 8. Mai 1977 (NMW 24465) Winding leg.

Steiermark
47 35/14 00, 1620 m, Tauplitzalm, Tauplitz: 1 ♂, 1 ♀ (2B + 2S) 18. Aug. 1981 (NMW 30971-2) Baar, Pölz leg.
47 34/13 55, 830 m, Bad Mitterndorf: 2 ♂ (2B + 2S) 9. Mai 1980 (NMW 34817-8) Herzig leg.
47 33/14 30, 1800 m Kreuzkogel-Kalbling-Massiv, Admont: 1 Ex. (1B + 1S) (AMNH 181922) Heinrich leg. (Heinrich 1951); 47 31/14 28, 1200 m, Kaiserau, Admont: 5 Ex. (5B + 5S) (AMNH 163329, 181928-31) Heinrich leg. (Heinrich 1951)
1300 m, Kaiserau, Admont: 4 Ex. (4B + 4S) (AMNH 181884, 181918-20) Heinrich leg. (Heinrich 1951)

Niederösterreich
47 48/15 04, 1113 m, Obersee, Lunz am See: 6 ♀ (6B + 6S) 7. Juli 1925 (NMW B 216), 28. Juli 1925 (NMW B 206), 29. Juli 1925 (NMW B 214, B 237), 26. Aug. 1926 (NMW B 208), 27. Aug. 1926 (NMW B 217) Wettstein leg.

Dank

Wir danken Dr. R. Hutterer, Bonn, für die Entlehnung von sechs Paratypen von *A. alpicola* aus dem Allgäu, für die Überlassung seiner Aufzeichnungen über im American Museum of Natural History in New York aufbewahrte steirische *A. alpicola*-Belege Heinrichs und für die indirekte Anregung zu dieser Arbeit. Herrn Dr. G. Storch danken wir für die Übersendung seiner Originalmaße von Vorarlberger Alpenwaldmäusen und besonders herzlich dafür, daß er uns zehn von ihm entdeckte österreichische Fundorte zur Publikation überlassen hat.

Zusammenfassung

Von 4165 im Naturhistorischen Museum Wien aufbewahrten *Apodemus*-Belegen ließen sich nach multivariat statistischen Voruntersuchungen mit Hilfe der Korrelation von ZAHN (Summe aus Incisivendicke und Länge der oberen Backenzahnreihe) mit der relativen Diastemalänge und bei Berücksichtigung der relativen Schwanzlänge sowie Fellfärbung und -struktur 144 Individuen, die den Altersklassen 2—6 angehören, als *Apodemus alpicola* bestimmen. Das Sommerfell adulter *A. alpicola* ist dichter und wolliger als das von *A. flavicollis* und *A. sylvaticus.* Die Verbreitung in Österreich umfaßt die nördlichen Kalkalpen und die Zentralalpen von Vorarlberg bis Niederösterreich nördlich des Alpenhauptkamms. Nur einer von 70 Fundorten liegt knapp südlich des Alpenhauptkamms. Für Tirol, Salzburg und Niederösterreich wird die Alpenwaldmaus erstmals nachgewiesen. *Apodemus alpicola* ist sowohl in den niederschlagsreichen nördlichen Randalpen als auch in den trockenen Inneralpen verbreitet und zwar vorwiegend in der montanen (53 Fundorte), aber auch in der subalpinen (14 Fund-

orte) und submontanen (3 Fundorte) Höhenstufe. Die Höhenverbreitung erstreckt sich zwischen 550 und 1900 m Seehöhe. Die bewohnten Habitate sind bei großer Vielfältigkeit immer durch eine unterschiedliche Kombination folgender Elemente gekennzeichnet: Geröll-Steine, Wasser, offene grasige Stellen. Die Fortpflanzungsdauer ähnelt der von *A. flavicollis* und ist entsprechend kürzer als bei *A. sylvaticus*. Demnach treten diesjährige Jungtiere im Mai in die Fortpflanzung ein, die sexuelle Aktivität der ♂ erlischt Ende August/Anfang September. Die Wurfgröße schwankt zwischen 2—8 (Embryonen) bzw. 2—10 (Uterusnarben) und beträgt im Mittel 5.22 (22 Würfe). Die maximale Hodengröße gleicht der von *A. flavicollis* und *A. sylvaticus*.

Literatur

Bauer, K., F. Krapp & F. Spitzenberger (1967): Säugetiere aus Vorarlberg. — Ann. Naturhistor. Mus. Wien 70: 55—71.

Heinrich, G. (1951): Die deutschen Waldmäuse. — Zool. Jb. Systematik 80: 99—122.

Kratochvíl, J. (1971): Die Hodengröße als Kriterium der europäischen Arten der Gattung *Apodemus* (Rodentia, Muridae). Zool. listy 20: 293—306.

Lehmann, E. von (1973): Die Waldmäuse des unteren Engadins, des Münstertals und Bergells. — Jb. Naturforsch. Ges. Graubündens 95: 1—8.

Lehmann, E. von & H.-J. Knecht (1970): Die alpine Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis alpicola* Heinrich, 1951) in Silum. — Jb. Hist. Ver. Fürstentum Liechtenstein 69: 277—281.

Mayer, H. (1971): Die Waldgebiete und Wuchsbezirke Österreichs. — Centralbl. gesamte Forstwesen 88: 129—164.

Niethammer, J. (1969): Zur Frage der Introgression bei den Waldmäusen *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* (Mammalia, Rodentia). — Z. zool. Syst. EvolForsch. 7: 77—127.

Niethammer, J. (1978): *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) — Gelbhalsmaus. — In: Niethammer, J. & F.Krapp (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas 1: 325—336.

Pelikán, J. (1964): Vergleich einiger populationsdynamischer Faktoren bei *Apodemus sylvaticus* (L.) und *microps* Kr. et Ros. — Z. Säugetierk. 29: 242—251.

Pelikán, J. (1966): Comparison of the birth rates in four *Apodemus* species. — Zool. listy 15: 125—130.

Reinwaldt, E. (1955): Zur Kenntnis der Gelbhalsmaus, *Apodemus flavicollis alpicola* Heinrich, 1951. — Säugetierk. Mitt. 3: 151—154.

Steiner, H. (1968): Untersuchungen über die Variabilität und Bionomie der Gattung *Apodemus* (Muridae, Mammalia) der Donau-Auen von Stockerau (Niederösterreich). — Z. wiss. Zool. 177: 1—96.

Storch, G. & O. Lütt (1989): Artstatus der Alpenwaldmaus, *Apodemus alpicola* Heinrich, 1951. — Z. Säugetierk. 54: 337—346.

Vogel, P., T. Maddalena, A. Mabille & G. Paquet (1991): Confirmation biochimique du statut spécifique du mulot alpestre *Apodemus alpicola* Heinrich, 1952 (Mammalia, Rodentia). — Bull. Soc. vaud. Sc. nat. 80: 471—481.

Wettstein, O. (1926): Beiträge zur Säugetierkunde Europas II. — Arch. Naturgesch. Abt. A 92: 64—146.

Dr. Friederike Spitzenberger, Säugetiersammlung des Naturhistorischen Museums, Postfach 417, A-1014 Wien. — Mag. Holger Englisch, Garbergasse 9, A-1060 Wien.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 261—273	Bonn, Juni 1996

Zur Anpassung der Schneemaus (*Chionomys nivalis*) an spaltenreiche Felshabitate

Peter Boye

Abstract. Limb anatomy, skull shape, and climbing behaviour of the snow vole were analysed and compared to other vole species to verify the species' adaptation to rock fissure habitats. In its anatomy the snow vole largely corresponds to other Arvicolinae. Specific adaptive characters are: Preference of gap-bridging as a climbing behaviour in fissures, long fore- and hindlimbs, long vibrissae and large sole vesicles, early development of strong flexor muscles of fingers and toes and optimal food exploitation including reingestion. Because of these adaptations and the tolerance for low temperatures snow voles are able to colonize high altitudes.

Key words. *Chionomys nivalis*, Arvicolinae, anatomy, climbing, adaptation.

Einleitung

Die Schneemaus (*Chionomys nivalis*) ist hauptsächlich in Hochgebirgen Mittel- und Südosteuropas sowie Kleinasiens verbreitet, kommt lokal aber auch in tieferen Lagen vor (Niethammer 1964, Malec & Storch 1964, Peshev 1970, Kryštufek & Kovačič 1989). Stets lebt sie in spaltenreichen Felshabitaten mit spärlicher Vegetation (z. B. Dottrens 1962, Kahmann & Halbgewachs 1962, Kratochvíl 1981, Leconte 1983). Die Habitatwahl der Schneemaus läßt spezielle Anpassungen an felsige, spaltenreiche und vegetationsarme Standorte vermuten. In dieser Arbeit werden Skelett- und Muskelsystem der Extremitäten unter diesem Aspekt vergleichend betrachtet und zusammen mit weiteren Merkmalen der Schneemaus diskutiert.

Material und Methoden

Knochenskelett und Muskelsystem wurden bei Schneemäusen aus den Alpen sowie vergleichend bei Rötelmäusen (*Clethrionomys glareolus*) und Erdmäusen (*Microtus agrestis*) untersucht. Die Trockengewichte der Extremitätenmuskeln wurden als Maß für die von ihnen entfalteten Kräfte gewertet. Beim Vergleich der Ergebnisse war die unterschiedliche Körpergröße der Tiere zu berücksichtigen. Die sich daraus ergebenden allometrischen Proportionsverschiebungen wurden rechnerisch eliminiert.

Die Abflachung des Schädels ist typisch für *Chionomys nivalis* (Krapp 1982) und wurde mit *Microtus agrestis*, *Clethrionomys glareolus* sowie *Dinaromys bogdanovi* und *Alticola roylei* verglichen. Dazu wurde die Schädelhöhe am zusammengefügten Schädel bei maximal rostrad verschobenem Unterkiefer von der Stirn zum tiefsten Punkt des Unterkiefers gemessen. Aus dem Quotienten von Schädelhöhe und zygomatischer Breite ergibt sich die relative Schädelhöhe.

An lebend gehaltenen Tieren wurden Beobachtungen zum Verhalten, insbesondere zur Lokomotion und Kletterfähigkeit, durchgeführt. Einzelne Bewegungsweisen wurden gefilmt und dann Bild für Bild analysiert.

Die Anzahl der für die einzelnen Untersuchungen zur Verfügung stehenden Exemplare ist Tabelle 1 zu entnehmen.

Tabelle 1: Anzahl der untersuchten Tiere.

Art	myologische Untersuchungen	osteologische Untersuchungen	Beobachtung lebender Tiere	Schädelmaße
Chionomys nivalis	7	21	4	70
Microtus agrestis	5	14	1	65
Clethrionomys glareolus	6	9	1	72
Dinaromys bogdanovi	—	—	—	6
Alticola roylei	—	—	—	6

Ergebnisse

Extremitätenskelett

Die Längenmaße der Extremitätenknochen haben unter den untersuchten Microtinen die gleiche Tendenz, wie Boye et al. (1992) sie auch für Murinae zeigten: Die petricolen Vertreter (Schneemaus bzw. Felsenmaus [*Apodemus mystacinus*]) haben die längsten Extremitäten, terrestrische Arten (Rötelmaus bzw. Hausmaus [*Mus musculus*]) weniger lange (Abb. 1). Die Erdmaus tendiert in diesem Vergleich zu kürzeren Extremitäten, wie sie für subterrane Arten charakteristisch sind (Morlok 1983).

Aufgrund der Regressionsgeraden in Abbildung 1 lassen sich die Längen von Vorderextremitäten und Hinterextremitäten von hypothetischen Exemplaren mit gleicher Kopfrumpflänge berechnen und deren Relationen bei den verschiedenen Arten vergleichen. In Tabelle 2 sind die Ergebnisse durch weitere eigene Messungen an Waldmäusen (*Apodemus sylvaticus*) und Felsenmäusen sowie durch Daten aus Rausch (1976) von Stachelmäusen (*Acomys dimidiatus*) und Hausmäusen ergänzt.

Die Form der Extremitätenknochen von Schneemaus, Erdmaus und Rötelmaus ist jeweils intraspezifisch sehr variabel, und deshalb sind interspezifische Unterschiede meist nur tendenziell erkennbar. Radius und Ulna sind ebenso wie die Tibia bei der Schneemaus weniger gekrümmt als bei Erd- und Rötelmaus. Auch das Femur der Schneemaus wirkt gestreckter und gerader als bei den beiden anderen Arten. Erdmäuse besitzen zwar kürzere Hinterbeinknochen, die Tibia hat proximal aber eine Verbreiterung, so daß die laterale Muskelansatzfläche bei den drei Arten wieder ungefähr gleich groß ist.

Die von Gromov & Polyakov (1992) für *Chionomys* angegebenen Verhältnisse der Extremitätenknochen konnten zum Teil nicht nachvollzogen werden. So ist die Ulna

Tabelle 2: Physiologische Längen der Extremitäten in mm und Längenverhältnisse bei hypothetischen Exemplaren mit Kopfrumpflängen von 100 mm. Länge der Vorderextremität = größte Länge des Humerus + Länge des Radius; Länge der Hinterextremität = Länge des Femur gemessen vom Caput femoris + Länge der Tibia.

	Länge Vorderextremität	Länge Hinterextremität	Verhältnis
Chionomys nivalis	27.6	35.8	1 : 1.30
Microtus agrestis	24.7	32.0	1 : 1.29
Clethrionomys glareolus	24.3	32.7	1 : 1.35
Acomys dimidiatus	28.6	40.6	1 : 1.42
Mus musculus	26.0	36.1	1 : 1.44
Apodemus sylvaticus	26.3	39.3	1 : 1.48
Apodemus mystacinus	31.4	45.4	1 : 1.49

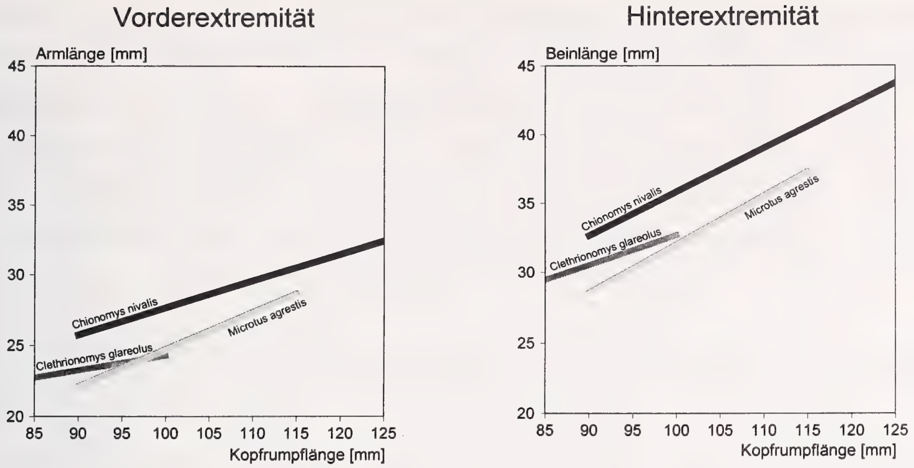


Abb. 1: Regressionsgeraden der physiologischen Längen der Vorder- und Hinterextremitäten pro Kopfrumpflänge von Schneemaus, Erdmaus und Rötelmaus.

relativ zum Humerus etwa so lang wie bei *Microtus agrestis* (1.18 : 1 zu 1.19 : 1) und damit länger als bei *Clethrionomys glareolus* (1.12 : 1) und *Arvicola terrestris* (1.12 : 1 [Schich 1971]). Der Anteil des Olecranon an der Ulnalänge ist mit 13-15% bei den drei untersuchten Arten etwa gleich. Der fusionierte Teil von Tibia und Fibula, der nach Gromov & Polyakov (1992) bei *Chionomys* am längsten sein soll, ist ebenfalls ähnlich, aber durchschnittlich bei *Microtus* etwas länger: Schneemaus 45.5 %, Erdmaus 46.5 %, Rötelmaus 44.7 %.

Extremitätenmuskulatur

Ursprung, Ansatz und Funktion der einzelnen Muskeln (Nomenklatur nach Morlok 1983 und Nickel et al. 1977) sind bei Schneemaus, Rötelmaus und Erdmaus nahezu gleich (Tafeln 1 und 2). Auch ihre Proportionen sind sehr ähnlich, wobei die Muskeln der Schneemaus relativ länger wirken als die der Erdmaus und kräftiger als die der Rötelmaus. Die Ursache hierfür sind die kürzeren Extremitäten der Erdmaus und die geringere Körpergröße der Rötelmaus, die zu allometrischen Proportionsverschiebungen führen.

Stein (1987) verglich die Extremitätenanatomie von sieben Arten der Gattung *Clethrionomys* mit der von Vertretern anderer Arvicolinae-Gattungen und fand dabei Unterschiede an vier Muskeln. Die untersuchten Erd- und Schneemäuse zeigten die gleichen Verhältnisse wie *Clethrionomys*. Ein bei den drei Arten unterschiedliches Merkmal wurde am Musculus flexor digitorum profundus festgestellt: Bei *C. nivalis* und *C. glareolus* vereinigen sich Caput ulnare und Caput radiale distal und haben eine gemeinsame Sehne. Bei *M. agrestis* ziehen von den beiden Köpfen des Muskels getrennte Sehnen zur Handflächenaponeurose. Zwei weitere Merkmale wurden bei allen untersuchten Exemplaren gefunden, sind aber offenbar innerhalb der Rodentia ungewöhnlich (Eble 1955, Morlok 1983): Der Musculus biceps brachii ist fast über die gesamte Länge mit dem Musculus coracobrachialis verwachsen, und der Musculus rhomboideus setzt mit einem kleinen Teil an der proximalen Spina scapulae an.

Die gemessenen Trockengewichte der einzelnen Muskeln wurden zu funktionellen Einheiten zusammengefaßt. Dabei wurden die Gesamtgewichte der Extremitätenmuskeln vorn ohne die Gruppe der Beweger von Scapula und Clavicula und hinten ohne die Gruppe der Beuger des Hüftgelenkes berechnet, weil bei deren Präparation sehr große Fehler entstanden waren. Tabelle 3 zeigt die berechneten Mittelwerte der Gewichtsanteile der Funktionsgruppen bei den untersuchten Arten.

Tabelle 3: Gewichtsanteile der funktionellen Muskelgruppen in % des Gesamtgewichtes der Extremitätenmuskulatur (Mittelwerte der Trockengewichte).

	Chionomys nivalis	*Microtus agrestis*	*Clethrionomys glareolus*
Fixatoren des Schultergelenks	21.5	19.2	21.3
Retraktoren des Humerus	32.4	33.9	30.8
Protraktoren des Humerus	2.9	2.7	2.7
Strecker des Ellenbogengelenks	23.3	24.8	24.4
Beuger des Ellenbogengelenks	7.0	7.5	7.9
Stecker des Handgelenks und der Finger	4.3	4.5	4.9
Beuger des Handgelenks und der Finger	7.4	6.5	6.9
Pronator und Supinator	1.1	0.9	1.2
Strecker des Hüftgelenks	25.2	23.9	25.6
Strecker des Kniegelenks	21.8	25.1	21.7
Beuger des Kniegelenks	25.9	27.9	27.6
Stecker des Sprunggelenks	12.4	11.8	11.8
Beuger des Sprunggelenks	7.6	6.1	6.7
Strecker der Zehen	5.7	4.7	5.0
Beuger der Zehen	5.7	4.7	5.0

Schädel

Das Verhältnis Schädelhöhe zu Schädelbreite variiert bei den untersuchten Arten beträchtlich, nicht zuletzt weil die Abflachung des Schädels altersabhängig ist (Frank & Zimmermann 1957). Dennoch haben Schneemäuse signifikant flachere Schädel als die anderen Wühlmäuse (U-Test, $p = 0.05$). Die relative Schädelhöhe nimmt in der folgenden Reihe ab:

M. agrestis — D. bogdanovi/A. roylei/C. glareolus - C. nivalis.

Die Variabilität der relativer Schädelhöhe ist aber bei *Chionomys nivalis* groß und erstreckt sich bis in den Bereich von *Microtus agrestis.*

Verhalten

Chionomys nivalis ist ein gewandter Kletterer und kann ähnlich den Murinae-Arten recht weite Sprünge machen. Eine deutliche Vorliebe zeigten die beobachteten Schneemäuse für das Klettern in Spalten, in denen sie sich zwischen die Wände stemmen konnten („Kaminklettern"). Dabei wurden die Vorderextremitäten maximal proniert, so daß die Handflächen laterad gerichtet waren. Die Oberschenkel wurden abgespreizt und dadurch auch die Fußsohlen nach außen gewandt. In engeren Spalten mußten die Unterschenkel angewinkelt werden, wodurch die Fersen von der Wand abgehoben wurden. Zur Fortbewegung wurden die Gliedmaßen einzeln nacheinander versetzt oder beide Vorder- und Hinterbeine jeweils gleichzeitig.

Waren die Spalten zu eng, um sich in ihnen seitlich abstützen zu können, kletterten die Schneemäuse mit allen Extremitäten an der einen Wand und stemmten den Rücken gegen die andere. In dieser Haltung konnten sie in jede Richtung laufen.

Freistehende Wände erklommen die Schneemäuse, indem sie möglichst hoch hinauf sprangen und dann durch einzelnes Versetzen der Hände und Füße weiter kletterten. Seltener und nur über kurze Strecken war bei einem Tier auch gleichzeitiges Versetzen beider Hände und Füße zu beobachten — ähnlich einem vertikalen Galopp.

Abwärts kletterten Schneemäuse stets mit dem Kopf voran. Die Füße wurden dazu maximal nach hinten gedreht, damit das Körpergewicht an den Hinterkrallen hing. Die Hände stützten den Körper schräg vor der Brust ab, der Schwerpunkt lag durch starke Streckung des Rückens dicht an der Wand. Wenn möglich, bevorzugten sie aber auch zum Abwärtsklettern solche Stellen, wo sie sich wie in Spalten zwischen zwei Wände stemmen konnten.

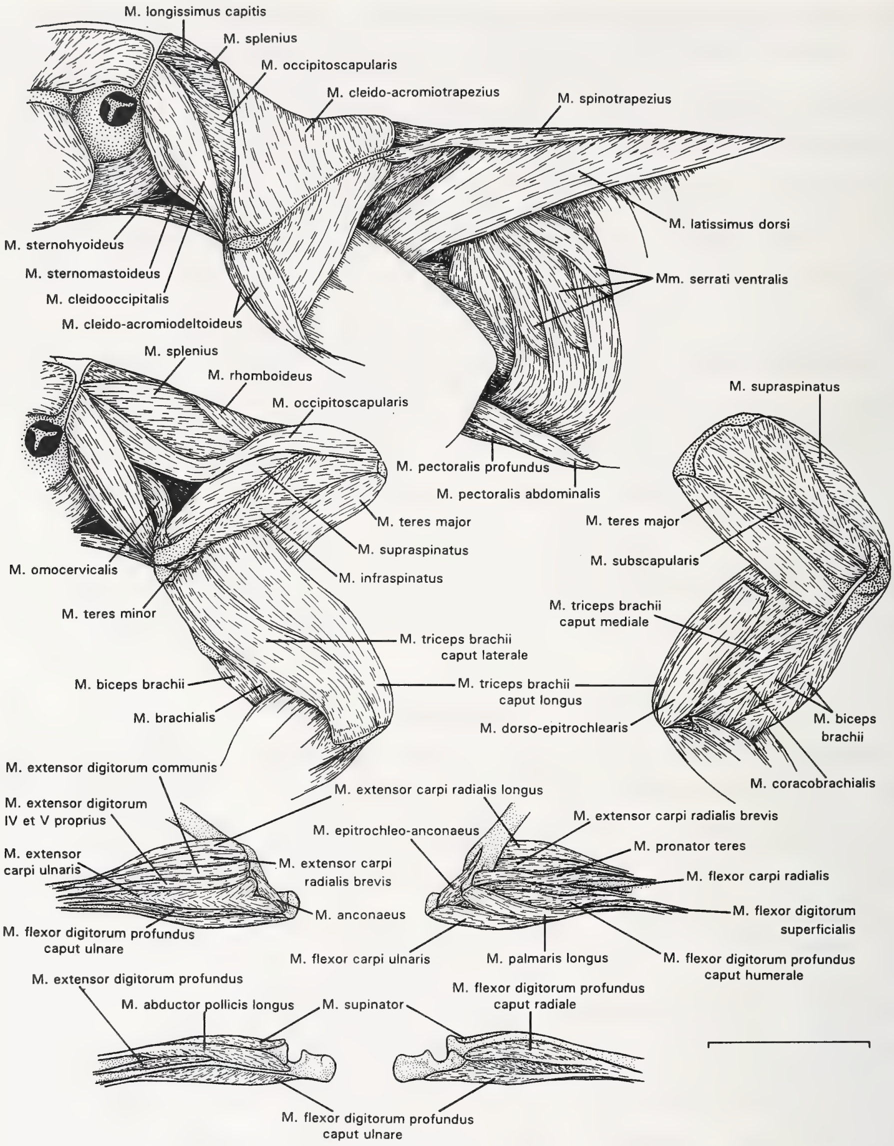
In Felsspalten mit optimaler Breite kann sich die Schneemaus allein mit den Hinterbeinen halten. Sitzend, mit dem Schwerpunkt über den gegen die Wände gestemmten Beinen, hat sie dann die Vorderpfoten frei zum Fressen oder Putzen.

Diskussion

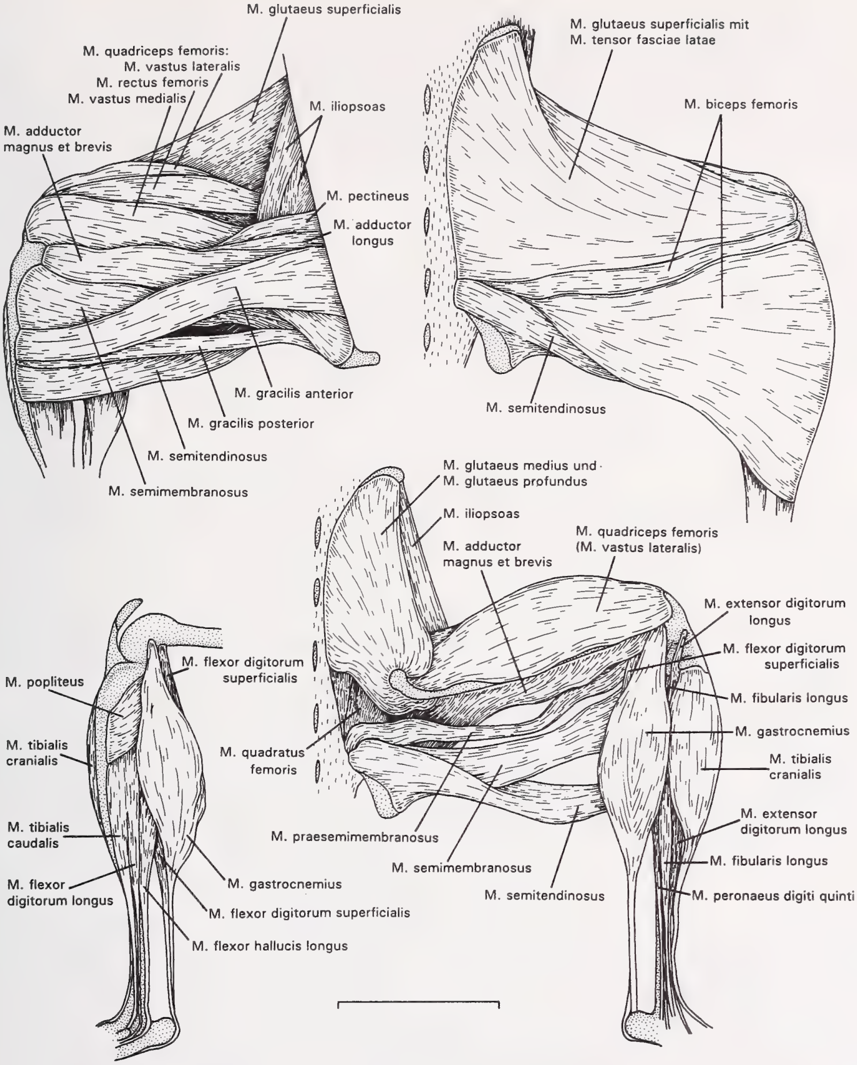
Die Wühlmäuse sind eine evolutiv sehr erfolgreiche Gruppe. Sie haben viele verschiedene Lebensräume erschließen und Lebensweisen annehmen können, weil ihr anatomisches Grundmuster entsprechende Anpassungen ohne große adaptive Veränderungen erlaubt. Beispielsweise sind starke Hinterbeinstrecker, die von der Schneemaus beim Springen genutzt werden, auch für subterrane und aquatische Lebensweisen Voraussetzung. Beim Graben wird statt des eigenen Körpers nach vorn die gelöste Erde mit den Hinterbeinen nach hinten geschleudert (Laville 1989). Beim Schwimmen erfolgt der Vortrieb durch Paddelbewegungen der Hinterbeine (Gromov & Polyakov 1992). Als Anpassungen an ihre jeweiligen Lebensräume oder Lebensweisen haben die rezenten Arvicolinae-Arten vorwiegend Vergrößerungen oder Verkleinerungen einzelner anatomischer Strukturen, deren Funktion aber gleich bleibt. Insofern ist es nicht verwunderlich, daß auch in der Knochen- und Muskelanatomie von *Chionomys* keine wesentlichen Konstruktionsänderungen gegenüber anderen Wühlmäusen gefunden wurden.

Die folgenden Merkmale sind als Anpassungen der Schneemaus an ihre Lebensweise in spaltenreichen Felshabitaten anzusehen:

1. Kaminklettern: Das Klettern in Spalten, bei dem sich die Schneemaus zwischen die Wände stemmt („Kaminklettern"), erlaubt dem Tier bei optimalem Spaltendurchmesser eine schnelle und sichere Fortbewegung. Die beobachtete Häufigkeit und Bevorzugung dieser Fortbewegungsweise ist Anlaß dafür, besonders solche anatomischen Merkmale von *Chionomys nivalis* als Anpassungen an Felsspalten zu bewerten, die dieses Verhalten ermöglichen oder begünstigen.


M. longissimus capitis
M. splenius
M. occipitoscapularis
M. cleido-acromiotrapezius
M. spinotrapezius
M. latissimus dorsi
Mm. serrati ventralis
M. sternohyoideus
M. sternomastoideus
M. cleidooccipitalis
M. cleido-acromiodeltoideus
M. splenius
M. rhomboideus
M. occipitoscapularis
M. supraspinatus
M. pectoralis profundus
M. pectoralis abdominalis
M. teres major
M. supraspinatus
M. infraspinatus
M. teres major
M. subscapularis
M. omocervicalis
M. teres minor
M. triceps brachii caput mediale
M. triceps brachii caput laterale
M. biceps brachii
M. triceps brachii caput longus
M. brachialis
M. dorso-epitrochlearis
M. biceps brachii
M. coracobrachialis
M. extensor digitorum communis
M. extensor carpi radialis longus
M. extensor digitorum IV et V proprius
M. extensor carpi radialis brevis
M. epitrochleo-anconaeus
M. pronator teres
M. extensor carpi ulnaris
M. extensor carpi radialis brevis
M. flexor carpi radialis
M. anconaeus
M. flexor digitorum superficialis
M. flexor digitorum profundus caput ulnare
M. flexor carpi ulnaris
M. palmaris longus
M. flexor digitorum profundus caput humerale
M. extensor digitorum profundus
M. flexor digitorum profundus caput radiale
M. abductor pollicis longus
M. supinator
M. flexor digitorum profundus caput ulnare

Tafel 1: Die Muskeln der linken Vorderextremität von *Chionomys nivalis.* Oben: lateraler Thorax mit den oberflächlichen Schultermuskeln nach Entfernung des Musculus cervicoauricularis; Mitte links: tiefe Schultermuskeln und Oberarmmuskeln; Mitte rechts: Schulterblatt- und Oberarmmuskeln in medialer Ansicht; unten: Unterarmmuskeln in lateraler (links) und medialer (rechts) Ansicht mit den oberflächlichen (oben) und tiefen (unten) Portionen.


M. glutaeus superficialis
M. quadriceps femoris:
M. vastus lateralis
M. rectus femoris
M. vastus medialis
M. adductor magnus et brevis
M. iliopsoas
M. pectineus
M. adductor longus
M. gracilis anterior
M. gracilis posterior
M. semitendinosus
M. semimembranosus
M. glutaeus superficialis mit M. tensor fasciae latae
M. biceps femoris
M. semitendinosus
M. glutaeus medius und M. glutaeus profundus
M. iliopsoas
M. quadriceps femoris (M. vastus lateralis)
M. adductor magnus et brevis
M. extensor digitorum longus
M. flexor digitorum superficialis
M. fibularis longus
M. gastrocnemius
M. tibialis cranialis
M. extensor digitorum longus
M. fibularis longus
M. peronaeus digiti quinti
M. quadratus femoris
M. praesemimembranosus
M. semimembranosus
M. semitendinosus
M. popliteus
M. flexor digitorum superficialis
M. tibialis cranialis
M. tibialis caudalis
M. flexor digitorum longus
M. gastrocnemius
M. flexor digitorum superficialis
M. flexor hallucis longus

Tafel 2: Die Muskeln der rechten Hinterextremität von *Chionomys nivalis.* Oben links: mediale Ansicht des Oberschenkels; oben rechts: laterale Ansicht des Oberschenkels; unten rechts: laterale Ansicht des Ober- und des Unterschenkels nach Entfernung von Musculus glutaeus superficialis und M. biceps femoris; unten links: mediale Ansicht des Unterschenkels.

2. Extremitätenanatomie: Relativ lange Hinterbeine erhöhen die Sprungkraft, aber für das Kaminklettern in Spalten sind etwa gleichlange Vorder- und Hinterextremitäten hilfreich. Die Schneemaus hat beide Konstruktionsvorteile durch eine gleichmäßige Verlängerung aller Extremitäten (Tab. 2). Die Länge ihrer Hinterbeine entspricht der mancher Murinae, jedoch sind auch die Vorderbeine so lang, daß das Verhältnis Vorder- zu Hinterextremitätenlänge etwa dem der Erdmaus entspricht. Die geringe

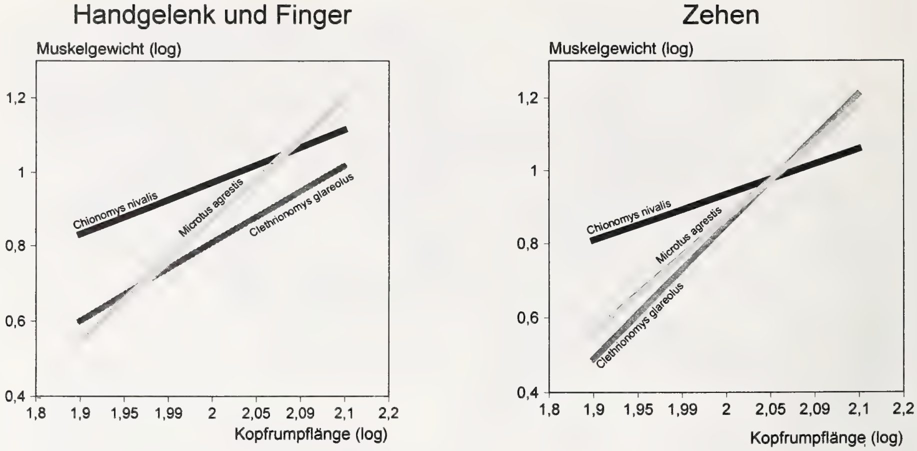


Abb. 2: Regressionsgeraden der logarithmierten Trockengewichte der Beuger von Handgelenk, Fingern und Zehen (in g) pro Kopfrumpflänge (in mm) von Schneemaus, Erdmaus und Rötelmaus.

Krümmung von Ulna und Tibia fördert die Druckübertragung, wenn sich die Schneemaus zwischen Wände stemmt. Gebogene Knochen würden stärker federn und einen Teil der vom Tier ausgeübten Kraft dämpfen.

Die Extremitätenmuskulatur zeigt in ihrer Gewichtsverteilung unter den einzelnen funktionellen Gruppen folgende Anpassungen ans Klettern (vgl. Tab. 3): Die Schultergelenke sind stark fixiert. — Die beim Abwärtsklettern den Körper haltenden Beuger des Kniegelenkes sind deutlich kräftiger als die antagonistischen Strecker. — Die Beuger des Handgelenks, der Finger sowie der Zehen sind auffallend groß. Die Wachstumskurven dieser Beugerportionen verlaufen bei *C. nivalis* höher und weniger steil als bei *M. agrestis* und *C. glareolus* (Abb. 2). Große Tiere der drei Arten haben etwa gleiche Beugerportionen an Händen und Füßen pro Körpergröße. Kleinere und damit junge Schneemäuse besitzen jedoch kräftigere Muskeln als gleichgroße Erd- und Rötelmäuse und können sich deshalb wohl besser beim Klettern festhalten.

Eine weitere funktionelle Anpassung der Muskulatur ist nicht nur bei der Schneemaus zu beobachten, sondern auch bei der Erdmaus. Sie betrifft den Musculus triceps brachii, den wichtigsten Strecker des Unterarmes. Bei einem stehenden Tier fixiert er das Ellenbogengelenk, auf dem das Gewicht des Vorderkörpers und des Kopfes lastet. Zur Berechnung der wirkenden Kräfte sind nach den Hebelgesetzen auch die Längen der Unterarme zu berücksichtigen. Obwohl der Stichprobenumfang klein war, wurde doch eine größere Kraftentfaltung dieses Muskels bei Erd- und Schneemaus deutlich. Bei der Rötelmaus ist sie geringer. Dieses Ergebnis läßt sich gut mit zwei Bewegungsweisen korrelieren, die Rötelmäuse seltener ausführen, nämlich dem Kaminklettern der Schneemaus und dem Graben der Erdmaus. Da das Ellenbogengelenk der Arvicolinae nicht gerade gestreckt (durchgedrückt) werden kann, muß der Musculus triceps brachii die Hände gegen die Wände stemmen, wenn *Chionomys nivalis* in einer Spalte klettert. Ebenso wird der Muskel beansprucht, wenn *Microtus agrestis* mit der Hand Erde lockert und nach hinten wirft oder die Erde an der Decke eines Ganges mit Kopf und Nacken fest andrückt.

Die Analyse der Skelett- und Muskelsysteme kann jedoch die bei Schneemaus und Erdmaus beobachteten gravierenden Unterschiede zwischen ihren Kletterfähigkeiten nicht vollständig erklären. Es ist daher anzunehmen, daß auch neurophysiologische Unterschiede eine Rolle spielen. Hierbei kommt der Tiefenwahrnehmung hohe Bedeutung zu, die bei naheverwandten Nagetierarten durchaus sehr verschieden ausgeprägt sein kann (Sloane et al. 1978) und die der bodenlebenden Erdmaus möglicherweise fehlt.

3. Schädelform: Die Abflachung des Schädels ist für die Schneemaus beim Klettern hilfreich, denn enge Spalten, durch die sie ihren Schädel zwängen kann, sind auch für den übrigen Körper kein Hindernis. Bei anderen Felsspalten bewohnenden Nagetieren ist eine Schädelabflachung weniger ausgeprägt.

Weitere Merkmale der Anpassung sind aus der Literatur und aufgrund von eigenen Beobachtungen an Schneemäusen zu ergänzen:

4. Morphologie (Schwanz, Sohlen, Vibrissen): Petricole Säugetiere haben eine Reihe analoger Merkmale, von denen die Vergrößerung der Sohlenschwielen besonders weit verbreitet ist (Mares & Lacher 1987). Auch die Schneemaus hat — verglichen mit anderen Wühlmäusen — größere Hinterfußschwielen und etwas verdickte Finger- und Zehenkuppen (Cantuel 1944). Der lange Schwanz dient der Schneemaus wie anderen in Felsspalten lebenden Säugetieren als Balancestange und Stütze.

Eine weitere Anpassung sind die langen Vibrissen. Während die Schnurrhaare subterraner Wühlmäuse kaum über den Kopfumriß hinausragen, haben die Felsspalten bewohnenden Nagetiere sehr lange Vibrissen, mit denen sie die Umgebung um und besonders auch vor dem Kopf ertasten (Kratochvíl 1966, 1968, Sokolov & Kulikov 1987). Wenn sich die Schneemaus zwischen die Wände einer Spalte stemmt, dann berühren ihre Vibrissen die Wände, und vermutlich kann sie so ertasten, ob die vor ihr befindliche Spaltenbreite Kaminklettern erlaubt.

5. Jugendentwicklung: Mit geringer Reproduktionsrate und langsamer Jugendentwicklung entspricht *Chionomys nivalis* dem Muster vieler petricoler Säugetiere. Obgleich Malikov & Meyer (1990) geringe Wurfzahlen und Wurfgrößen nicht als Anpassungen alpiner Nagetiere gelten lassen, ist die verzögerte Jugendentwicklung sicherlich ein Selektionsvorteil in spaltenreichen Habitaten. Die Jungen der Schneemaus entwickeln sich zunächst langsamer als andere Arvicolinae, doch wenn sie das Nest erstmals verlassen, ist ihr Verhalten schon sicherer, und sie meiden Situationen, in denen ein Absturz drohen kann (Frank 1954). Verluste unter den Jungtieren durch Unfälle während ihrer ersten Exkursionen werden dadurch reduziert.

6. Ernährung und Verdauung: Schneemäuse nutzen fast alle in ihrem Lebensraum wachsenden Pflanzen als Nahrung (Krapp 1982, eigene Fütterungsversuche). In Gefangenschaft fraßen Schneemäuse auch tierische Kost, und sogar Kannibalismus mußte festgestellt werden. Die Aufnahme von stark sklerotisierten Pflanzenteilen, wie etwa Blätter, Rinde und Wurzeln der Alpenrose, läßt eine besondere Anpassung des Verdauungstraktes vermuten, und schon Martins (1842) fiel der große Blinddarm der Schneemaus auf, weshalb er ihn in seiner Erstbeschreibung der Art abbildete.

Nach meinen Messungen ist der Blinddarm bei Schneemäusen aber nicht größer als bei Rötel- oder Erdmäusen. Große Ähnlichkeit wird nicht nur morphologisch, sondern auch histologisch zwischen den Arten bestehen, so daß die Befunde von Snipes (1979) am Blinddarm der Erdmaus (vorbehaltlich einer Überprüfung) auf die Schneemaus übertragen seien. Demnach wird Pflanzenmaterial während eines längeren Aufenthaltes im Caecum weiter aufgespalten und ein Teil der Nährstoffe vermutlich sogar dort absorbiert. Folglich könnten Wühlmäuse die im Blinddarm aufgeschlossenen Nährstoffe wie Lagomorphen durch Verzehr ihres Kotes nutzen. Tatsächlich ist Reingestion nach eigenen Beobachtungen häufig bei Schneemäusen festzustellen und auch bei *Arvicola terrestris* (Kleist mündl.) und *Microtus pennsylvanicus* (Ouellette & Heisinger 1980) üblich. Die Substitution eines Teils des Bedarfs an frischer Nahrung durch dieses Verhalten konnten Cranford & Johnson (1989) für zwei amerikanische Wühlmausarten nachweisen. Die bei Schneemäusen häufig beobachtete, direkte Reingestion von Kot kann deshalb als Verhaltensanpassung an Lebensräume mit spärlichem Nahrungsangebot gewertet werden.

7. Sonstiges Verhalten: Mares & Lacher (1987) nennen als Verhaltensanalogien petricoler Säugetiere auch die Nutzung von Aussichtsplätzen, von denen aus bei Gefahr gewarnt wird, sowie die Einrichtung gemeinsamer Kotplätze. Die in Gefangenschaft gehaltenen Schneemäuse saßen oft auf einem erhöhten Platz in ihrem Käfig, von wo aus sie das Geschehen in der Umgebung sehr aufmerksam beobachteten. Eine gemeinsame Kotecke benutzten sie ebenso wie die von Frank (1954) gehaltenen Exemplare.

Weitere Merkmale der Schneemaus können als Anpassungen an ein Leben in großen Gebirgshöhen gesehen werden. So hat sie im Vergleich zu Arvicolinae-Arten im Tiefland ein längeres, dichteres, besser gegen Kälte isolierendes Fell, eine effizientere

Adaptive Merkmale petrikoler Kleinsäuger

	lange Vibrissen	vergrößerte Sohlenschwielen	verlängerte Extremitäten	verlängerter Schwanz	verzögerte Jugendentwicklung	Kaminklettern
Chionomys nivalis	+	+	+	+	+	++
Dinaromys bogdanovi	++			+		
Apodemus mystacinus	+	+	+	—	+	+
Dryomys laniger	+	++		—		
Sorex alpinus	+	+	+	+		+

Abb. 3: Ausprägung adaptiver Merkmale bei Felsspalten bewohnenden kleinen Säugetieren (jeweils im Vergleich zu ihnen näher verwandten Arten). — = Merkmal nicht vorhanden, + = Merkmal vorhanden, ++ = Merkmal besonders stark ausgeprägt. Angaben nach Niethammer & Krapp (1978, 1982, 1990), Hutterer (1982) und Spitzenberger (1976) sowie eigenen Befunden.

Thermoregulation und einen geringeren Stoffwechselgrundumsatz (Bienkowski & Marszalek 1974). Ihr relativ hohes Herzgewicht (Ognew 1959) gleicht zwar den verringerten Druck und Sauerstoffgehalt der Luft in großen Höhen aus, aber Kleinsäugerarten mit ausschließlich alpiner Verbreitung haben kleinere Herzen und damit einen niedrigeren Energiebedarf für die Herztätigkeit selbst (Bolschakow 1968). Somit ist die Schneemaus im Sinne von Haltenorth (1975) kein eualpines Tier, sondern ein tachyalpines, das im Hochgebirge existieren kann, jedoch nicht speziell daran angepaßt ist. Auch Kryštufek & Kovačič (1989) haben anhand des vertikalen Verbreitungsbildes der Art in Kroatien und Slovenien festgestellt, daß ihr Vorkommen nicht durch die Höhe, sondern in erster Linie durch spaltenreiche Felshabitate bestimmt ist. In Spaltensystemen entziehen sich die Tiere weitgehend den lebensfeindlichen Umweltbedingungen, die in Hochgebirgslagen herrschen. Wind und UV-Strahlung dringen kaum in die Spalten ein, Regen fließt schnell ab, und im Winter bleiben die Hohlräume unter einer schützenden Schneedecke überwiegend frostfrei.

Ein Vergleich mit anderen, zum Teil syntop lebenden Kleinsäugerarten zeigt, daß die Schneemaus gut an spaltenreiche Felshabitate angepaßt ist und nur wenige andere Arten adaptive Merkmale noch ausgeprägter entwickelt haben (Abb. 3). Durch diese Anpassungen ist die Schneemaus in der Lage, Geröllhalden bis in die Hochlagen der Gebirge zu besiedeln und sich damit einen Lebensraum zu erschließen, in dem ein geringer Prädationsdruck und kaum Konkurrenz durch andere Arten herrschen.

Zusammenfassung

Im Hinblick auf eine kletternde Fortbewegung in Felsspalten wurden das Skelett- und Muskelsystem der Extremitäten, die Schädelform und das Verhalten von Schneemäusen untersucht und mit anderen Wühlmäusen verglichen. Große Abweichungen vom präadaptiven Grundmuster der Arvicolinae wurden bei Schneemäusen nicht gefunden, doch sind insbesondere folgende Anpassungen an spaltenreiche Felshabitate festzustellen: Bevorzugung des Kaminkletterns in Spalten, Verlängerung aller Extremitäten, lange Vibrissen und große Sohlenschwielen, frühe Entwicklung kräftiger Finger- und Zehenbeuger sowie optimale Nahrungsausnutzung inklusive Reingestion. Durch diese Anpassungen und ihre zusätzliche Kältetoleranz können Schneemäuse Geröllfelder bis in hohe Gebirgslagen besiedeln.

Literatur

Bieńkowski, P. & U. Marszałek (1974): Metabolism and energy budget in the snow vole. — Acta theriol. 19: 55—67.

Bolschakow, W. N. (1968): Zur Anpassung der Kleinsäugetiere an die Gebirgsverhältnisse. — Zool. Anz. 180: 293—299.

Boye, P., R. Hutterer, N. López-Martínez & J. Michaux (1992): A reconstruction of the Lava mouse (*Malpaisomys insularis*), an extinct rodent of the Canary Islands. — Z. Säugetierk. 57: 29—38.

Cantuel, P. (1944): Le *Microtus nivalis* du Cantal. — Mammalia 8: 69—71.

Cranford, J. A. & E. O. Johnson (1989): Effects of coprophagy and diet quality on two microtine rodents (*Microtus pennsylvanicus* and *Microtus pinetorum*). — J. Mamm. 70: 494—502.

Dottrens, E. (1962): *Microtus nivalis* et *Microtus arvalis* du Parc National Suisse. — Ergebn. wiss. Unters. schweiz. Nationalparks 7 (N.F.), 46: 331—352.

Eble, H. (1955): Funktionelle Anatomie der Extremitätenmuskulatur von *Ondatra zibethica*. — Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. 4: 977—1004.

Frank, F. (1954): Beiträge zur Biologie, insbesondere Jugendentwicklung der Schneemaus (*Chionomys nivalis* Mart.). — Z. Tierpsychologie 11: 1—9.

Frank, F. & K. Zimmermann (1957): Über die Beziehungen zwischen Lebensalter und morphologischen Merkmalen bei der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). — Zool. Jb. (Syst.) 85: 283—300.

Gromov, I. M. & I. Y. Polyakov (1992): Fauna of the USSR, Mammals Volume III No. 8, Voles (Microtinae). — Leiden, New York, Kopenhagen, Köln.

Haltenorth, T. (1975): Gebirgssäugetiere, eine Übersicht. — Säugetierk. Mitt. 23: 112—137.

Hutterer, R. (1982): Biologische und morphologische Beobachtungen an Alpenspitzmäusen (*Sorex alpinus*). — Bonn. zool. Beitr. 33: 3—18.

Kahmann, H. & J. Halbgewachs (1962): Beobachtungen an der Schneemaus, *Microtus nivalis* Martins, 1842, in den Bayerischen Alpen. — Säugetierk. Mitt. 10: 64—82.

Krapp, F. (1982): *Microtus nivalis* (Martins, 1842) — Schneemaus. — S. 261—283 in: Niethammer, J. & F. Krapp (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. 2/I Nagetiere II. Wiesbaden.

Kratochvíl, J. (1966): Vibrissenfeld der Art *Dolomys bogdanovi* (V. et E. Martino, 1922). — Zool. listy 15: 373—380.

Kratochvíl, J. (1968): Das Vibrissenfeld der europäischen Arten der Gattung *Apodemus* Kaup, 1829. — Zool. listy 17: 193—209.

Kratochvíl, J. (1981): *Chionomys nivalis* (Arvicolidae, Rodentia). — Acta Sc. Nat. Brno 15 (11): 1—62.

Kryštufek, B. & D. Kovačič (1989): Vertical distribution of the Snow vole *Microtus nivalis* (Martins, 1842) in Northwestern Yugoslavia. — Z. Säuget. 54: 153—156.

Laville, E. (1989): Etude cinématique du fouissage chez *Arvicola terrestris scherman* (Rodentia, Arvicolidae). — Mammalia 53: 177—189.

Leconte, M. (1983): Ecologie de *Microtus (Chionomys) nivalis* en milieu alpin. — Actes du VIIe coll. Nat. Mamm., Grenoble: 155—164.

Malec, F. & G. Storch (1964): Das Vorkommen der Schneemaus in tiefen Lagen. — Natur und Museum 94: 357—360.

Malikov, V. G. & M. N. Meyer (1990): The characters of breeding and postnatal ontogeny of mountain and plain voles (Rodentia, Arvicolinae) in connection with their distribution. — USSR Acad. Sc., Proc. Zool. Inst. Leningrad 225: 21—33.

Mares, M. A. & T. E. Lacher (1987): Ecological, morphological and behavioral convergence in rock-dwelling mammals. — In: Genoways, H. H. (ed.): Current Mammalogy, Vol. 1: 307—348.

Martins, C. (1842): Note sur l'*Arvicola nivalis*, nouvelle espèce de campagnol habitant la région des neiges éternelles dans les Alpes de la Suisse. — Revue zool. (Paris) 1842: 87—100.

Morlok, W. F. (1983): Vergleichend- und funktionell-anatomische Untersuchungen an Kopf, Hals und Vorderextremität subterraner Nagetiere (Mammalia, Rodentia). — Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 64: 1—237.

Nickel, R., A. Schummer, E. Seiferle, J. Frewein & K.-H. Wille (1977): Bewegungsapparat. Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, Bd. 1, 4. Aufl. — Berlin & Hamburg.

Niethammer, J. (1964): Ein Beitrag zur Kenntnis der Kleinsäuger Nordspaniens. — Z. Säugetierk. 29: 193—220.

Niethammer, J. & F. Krapp (1978): Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. 1 Nagetiere I. — Wiesbaden.

Niethammer, J. & F. Krapp (1982): Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. 2/I Nagetiere II. — Wiesbaden.

Niethammer, J. & F. Krapp (1990): Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. 3/I Insektenfresser, Herrentiere. — Wiesbaden.

Ognew, S. I. (1959): Säugetiere und ihre Welt. — Berlin.

Ouellette, D. E. & J. F. Heisinger (1980): Reingestion of feces by *Microtus pennsylvanicus*. — J. Mammal. 61: 366—368.

Peshev, T. (1970): Distribution and taxonomy of *Microtus nivalis* (Martins) (Mammalia) in Bulgaria. — Mammalia 34: 252—268.

Rausch, V. (1976): Vergleich von Extremitätenmuskulatur und Extremitätenknochen bei Stachelmaus (*Acomys dimidiatus*) und Hausmaus (*Mus musculus*). — Diplomarbeit Bonn, 1—49.

Schich, J. (1971): Funktionelle Deutung anatomischer Baumerkmale am Achsen- und Gliedmaßenskelett der Schermaus, *Arvicola terrestris scherman* (Shaw, 1801). — Säugetierk. Mitt. 19: 305—338.

Sloane, S. A., S. L. Shea, M. M. Procter & D. A. Dewsbury (1978): Visual cliff performance in 10 species of muroid rodents. — Anim. Learn. Behav. 6: 244—248.

Snipes, R. L. (1979): Anatomy of the cecum of the vole, *Microtus agrestis*. — Anat. Embryol. 157: 181—203.

Sokolov, V. E. & V. F. Kulikov (1987): The structure and function of the vibrissal apparatus in some rodents. — Mammalia 51: 125—138.

Spitzenberger, F. (1976): Beiträge zur Kenntnis von *Dryomys laniger* Felten et Storch, 1968 (Gliridae, Mammalia). — Z. Säugetierk. 41: 237—249.

Stein, B. R. (1987): Phylogenetic relationships among four arvicolid genera. — Z. Säugetierk. 52: 140—156.

Peter Boye, Bundesamt für Naturschutz, Institut für Tierökologie, Konstantinstraße 110, D-53179 Bonn.

Prof. Dr. Jochen Niethammer auf Exkursion mit Studentinnen und toter Robbe am Strand von Sylt, Nordseeküste, um 1989. — On excursion shown whith students and a dead seal at the beach of Sylt island, North Sea, in 1989.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 275—282	Bonn, Juni 1996

Stellung der oberen Incisivi und Proodontie bei terrestrischen und aquatischen Schermäusen *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758)

Dagmar Kleist

Abstract. The genus *Arvicola* includes a wide spectrum of ecological and morphological forms. Differences in the orientation of the upper incisors — the degree of proodonty — are probably related to different levels of digging activity of these forms. The degree of proodonty was investigated in several age classes in breeding groups of *A. t. scherman* and *A. t. terrestris*. Already as juveniles both subspecies are distinguishable from each other in the degree of proodonty. *A. t. scherman* has a more marked protrusion of the upper incisors. Crossbreeding of both forms was successful in the laboratory.

Key words. Rodentia, Arvicolinae, voles, teeth, incisors, proodonty.

Einleitung

Zur Gattung *Arvicola* Lacépède, 1799 (Rodentia, Arvicolidae, Microtinae) werden nach Matthey (1955, 1956), Reichstein (1963), Spitz & Morel (1972) zwei Arten gerechnet: *A. sapidus* und *A. terrestris*. Das Verbreitungsgebiet von *A. sapidus* umfaßt die iberische Halbinsel sowie Mittel- und Südfrankreich, während Vertreter von *A. terrestris* überwiegend in Nord-, Mittel- und Osteuropa vorkommen. In Mittel- und Südfrankreich und in Nordspanien leben beide Arten sympatrisch. Mit einer Kopfrumpflänge von 120—220 mm (Reichstein in Niethammer & Krapp 1982) sind sie große Wühlmäuse. Das Genus *Arvicola* gestaltet sich ökologisch und morphologisch uneinheitlich, was seinen Niederschlag vor allem bei *A. terrestris* in zahlreichen beschriebenen Unterarten findet. Große Formen mit einer überwiegend aquatischen Lebensweise (*A. t. amphibius*, *A. t. terrestris*) unterscheiden sich von kleineren mit mehr terrestrischer bis ausgesprochen subterraner Lebensweise (*A. t. scherman*, *A. t. exitus*) morphologisch auch in den Schädelproportionen (Reichstein 1963, Heuel 1975, Schreuder 1933). Es soll aber nicht verschwiegen werden, daß andere Autoren, z. B. Heim de Balsac & Guislain (1955), aufgrund morphologischer Merkmale innerhalb von „*A. terrestris*" bis zu vier verschiedene „Arten" definiert haben. Derartige Auffassungen werden in jüngster Zeit wieder aufgegriffen (Musser & Carleton 1993, Zagorodniuk & Peskov 1994).

Von Interesse ist hier der Grad der Schneidzahnkrümmung, welcher mit der unterschiedlichen Grabaktivität dieser Formen in Zusammenhang gebracht wird (Airoldi et al. 1976 in Niethammer & Krapp 1978, 1982, Müller-Böhme 1953, Schreuder 1933). Terrestrische Formen zeichnen sich dabei durch stärkere Proodontie der Incisivi gegenüber aquatischen aus.

Die vorliegende Arbeit untersucht den Proodontiegrad der Incisivi bei Laborzuchten von terrestrischen (*A. t. scherman*) und aquatischen (*A. t. terrestris*) Schermäusen.

Material und Methode

Ausgangstiere für die Zucht von *A. t. scherman* und *A. t. terrestris* waren jeweils Wildfänge aus der Gegend um Stuttgart bzw. Hamburg, die im Tierhaus des Zoologischen Instituts der Universität Bonn gehalten wurden. Zuchtpaare wurden in Terrarien mit den Mindestmaßen 100 x 40 x 40 cm gehalten. Als Einstreu dienten Sägespäne, zum Nisten stand den Tieren Heu zur Verfügung. Als Unterschlupf- und Nistmöglichkeiten haben sich kleine selbstgezimmerte Holzhäuschen, die oben mit einem passenden Deckel abschlossen, als praktisch erwiesen. Das Futter bestand aus einem reichhaltigen Angebot an Obst und Gemüse; besonders im Frühjahr und Sommer und zur Zeit der Jungenaufzucht wurde außerdem viel frisches Gras verfüttert. Jungtiere trennte ich mit zwanzig Tagen von den Weibchen und setzte sie pärchenweise oder zu mehreren in Makrolonwannen mit den Ausmaßen 56 x 34 x 20 cm.

Der Proodontiegrad der oberen Incisivi wurde in Form eines Index gemessen; er entspricht dem von Warmerdam (1982) angewendeten Index I: Proodontieindex = $\frac{\text{Cinc} - \text{Cbl}}{\text{Inc}}$
(Cinc = Condyloincisivlänge: Abstand zwischen dem Condylus occipitalis und der Spitze der Incisivi; Cbl = Condylobasallänge: Abstand zwischen dem Condylus occipitalis und dem Vorderrand der Spalte zwischen den Incisivi entspr. der Symphyse der Prämaxillaria, s. Abb. 1; Inc = Incisivlänge: Abstand zwischen dem Vorderrand der Spalte zwischen den Incisivi und der Spitze der Incisivi).

Jedes Schädelmaß wurde zwei- bis dreimal gemessen und anschließend der Mittelwert gebildet. Die rechnerische und statistische Auswertung erfolgte nach Sachs (1978).

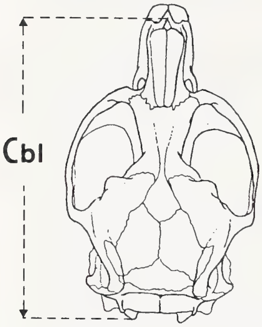


Abb. 1: *Arvicola terrestris scherman*, Schädel in dorsaler Ansicht, nach Warmerdam (1982). Cbl = Condylobasallänge, Erläuterungen s. Text.

Ergebnisse

Zur Messung des Proodontieindex der oberen Icisivi wurden Schädel von *A. t. scherman* und *A. t. terrestris* in verschiedenen Altersstufen (Tab. 1) präpariert und nach der oben beschriebenen Methode vermessen. Bei den Wildfängen handelt es sich um Exemplare, deren Alter mindestens vier Monate beträgt. Aus den Tabellen 1 und 2 und den Abbildungen 2—4 gehen folgende Ergebnisse hervor:

1. Der Proodontieindex beträgt bei 20tägigen *A. t. scherman* und *A. t. terrestris* —0,048 bzw. 0,103. Der Unterschied ist bereits in diesem Alter signifikant (Tab. 2, Test 1). *A. t. scherman* ist somit gegenüber *A. t. terrestris* durch stärkere Prognathie der Incisivi gekennzeichnet.

2. Der Proodontieindex steigt mit zunehmendem Lebensalter bei beiden Unterarten an. Die durchschnittliche Zunahme vom zwanzigsten bis zum sechzigsten Lebenstag beträgt dabei bei *A. t. scherman* 0,127 (126,11 %), bei *A. t. terrestris* 0,143 (138,14 %).

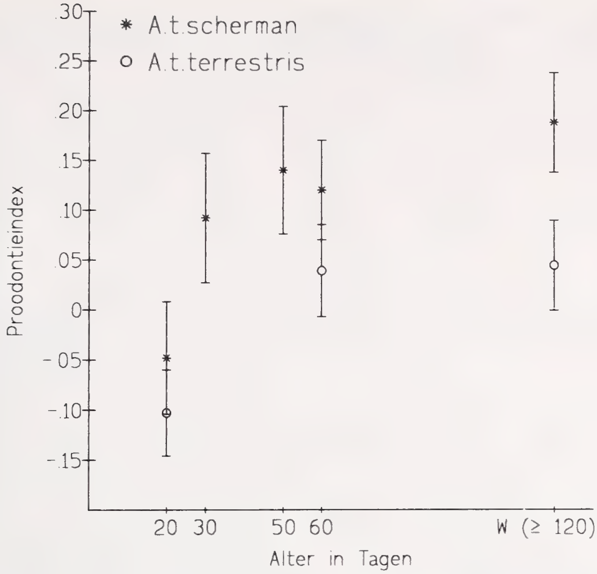


Abb. 2: Regressionsgeraden der Beziehung Cbl = Condylobasallänge und Cinc = Condyloincisivlänge bei *A. t. scherman* und *A. t. terrestris.*

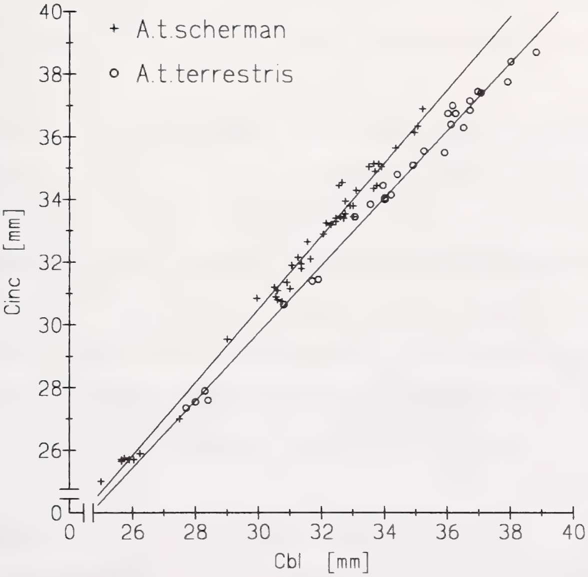


Abb. 3: Mittelwert und Standardabweichung des Proodontieindex bei *A. t. scherman* und *A. t. terrestris* in verschiedenen Altersstadien; W = Wildfänge, Alter mind. 120 Tage.

Tabelle 1: Proodontiemaße bei *A. t. scherman* und *A. t. terrestris*; Alter in Tagen, $\bar{x}$ = Mittelwert, n = Anzahl, s. d. = Standardabweichung, wild = Wildfänge, Alter mind. 120 Tage.

	Alter	$\bar{x}$	min/max	n	s. d.
A. t. scherman	20	—0,048	—0,125/ 0,014	8	0,056
A. t. scherman	30	0,092	0,0 / 0,176	6	0,065
A. t. scherman	50	0,14	0,065/ 0,224	5	0,064
A. t. scherman	60	0,124	0,067/ 0,195	14	0,05
A. t. scherman	wild	0,187	0,099/ 0,302	16	0,05
A. t. terrestris	20	—0,103	—0,188/—0,036	7	0,042
A. t. terrestris	60	0,039	—0,053/ 0,085	10	0,046
A. t. terrestris	wild	0,044	—0,025/ 0,11	12	0,045

Tabelle 2: Ergebnisse des Student-t-Tests (Konfidenzgrenzen = 95 % Wahrscheinlichkeit); t = Alter in Tagen, wild = Wildfänge, Alter mind. 120 Tage, n. s. nicht signifikant, * = signifikant (p ≦0,05), ** = sehr signifikant (p ≦0,01), *** = hochsignifikant (p ≦0,001).

Test	Testkombination			p
1	*A. t. scherman* 20 t	—	*A. t. terrestris* 20 t	*
2	*A. t. scherman* 20 t	—	*A. t. scherman* 30 t	**
3	*A. t. scherman* 20 t	—	*A. t. scherman* 60 t	***
4	*A. t. scherman* 30 t	—	*A. t. scherman* 60 t	n. s.
5	*A. t. scherman* 50 t	—	*A. t. scherman* 60 t	n. s.
6	*A. t. scherman* 60 t	—	*A. t. terrestris* 60 t	***
7	*A. t. scherman* 60 t	—	*A. t. scherman* wild	***
8	*A. t. terrestris* 20 t	—	*A. t. terrestris* 60 t	***
9	*A. t. terrestris* 60 t	—	*A. t. terrestris* wild	n. s.
10	*A. t. terrestris* wild	—	*A. t. scherman* wild	***

3. 20- und 60tägige Tiere innerhalb einer Unterart unterscheiden sich hochsignifikant voneinander (Tab. 2, Test 3 und 8).

4. Ab einem Alter von 30 Tagen unterscheiden sich terrestrische Tiere nicht mehr signifikant von Tieren der gleichen Unterart (Tab. 2, Test 4). Vergleichende Aussagen für *A. t. terrestris* können wegen zu geringen Zahlenmaterials nicht gemacht werden.

5. Sowohl die 60tägigen Tiere als auch die Wildfänge beider Unterarten unterscheiden sich hochsignifikant voneinander (Tab. 2, Test 6 und 10).

6. Bei *A. t. terrestris* besteht zwischen 60tägigen Exemplaren und den Wildfängen kein signifikanter Unterschied im Proodontieindex. 60tägige *A. t. scherman* und die Wildfänge unterscheiden sich hochsignifikant voneinander (Tab. 2, Test 9 und 7). Die Zunahme des Index beträgt bei *A. t. scherman* 0,063 (51,0 %), bei *A. t. terrestris* 0,005 (12,18 %).

In Abb. 2 sind die Einzelwerte der Condylobasallänge und der Condyloincisivlänge gegeneinander aufgetragen. Die Gleichungen der Regressionsgeraden lauten für *A. t. scherman* f (x) = 1,17x —4,59 und für *A. t. terrestris* f (x) = 1,08x —2,62. Die Korrelationskoeffizienten betragen für *A. t. scherman* r = 0,9943 und für *A. t. terrestris* r = 0,9955. Beide Korrelationen sind hochsignifikant (p ≦0,001).

Tabelle 3: Mittelwert $\bar{x}$, Anzahl n, Standardabweichung s. d. und Variationskoeffizient CV der Condylobasallänge bei Wildfängen von *A. t. scherman* und *A. t. terrestris*. 1): Warmerdam (1982), 2): Kleist (unveröffentl.). * = insgesamt 329 Schädelexemplare.

	A. t. scherman				*A. t. terrestris*			
	$\bar{x}$ (mm)	n	s. d.	CV	$\bar{x}$ (mm)	n	s. d.	CV
1)	33,3	*	1,25	3,75	36,1	*	1,31	3,63
2)	33,6	16	0,93	2,77	36,9	12	0,87	2,36

Aus der Graphik wird ersichtlich, daß bei steigender Condylobasallänge die Condyloincisivlänge bei *A. t. scherman* relativ mehr zunimmt als bei *A. t. terrestris* und somit auch der Grad der Proodontie der Incisivi.

Diskussion

Bereits Thomas (1919) ermittelte den Proodontiegrad anhand einer einfachen Winkelmessung; diese Methode ist jedoch mit einem hohen Fehler behaftet und daher unbrauchbar. Landrys (1957) Methode, zur Messung den ganzen Incisivus heranzuziehen, birgt in sich methodische Schwierigkeiten und ist nach ihm nur bei genügend hohem Zahlenmaterial anwendbar: „If a large enough sample is used even very rough measurements will yield quite accurate estimates of a mean . . ". Der von Warmerdam (1982) benutzte und von mir übernommene Index basiert auf dem von Corbet et al. (1970) entwickelten Proodontieindex für *Arvicola*. Anstatt des Condylus occipitalis ist bei diesen Autoren der caudalste Meßpunkt der caudalste Punkt des letzten oberen Molaren, während der Vorderrand der Alveole des oberen Incisivus den rostralsten Punkt der Condylobasallänge darstellt.

Wie die vorliegenden Meßergebnisse zeigen, dient die angewendete Meßmethode dem objektiven Vergleich und ersetzt die in der Literatur immer wieder gebrauchten subjektiven Beschreibungen der Prognathie bei *Arvicola*. Die Ergebnisse zeigen, daß sich terrestrische und aquatische Schermäuse in der Stellung der oberen Incisivi voneinander unterscheiden. Die verschieden stark ausgeprägte Grabaktivität der beiden Unterarten findet also durchaus ihr Korrelat in diesem Schädelmaß (s. auch Abb. 4). Ein größerer Proodontiegrad, also ein größerer Krümmungsradius der Incisivi, wird dabei durch die stärkere Prolongation des Prämaxillare im Vergleich zu orthodonten Formen erreicht (Agrawal 1967).

Die bisherigen Schwierigkeiten, dieses Merkmal zur Unterscheidung von Arten bzw. Unterarten heranzuziehen, beruhen zum einen auf meßmethodischen Ursachen. Oftmals wird als vorderer Meßpunkt der Condylobasallänge der Punkt des Austritts des oberen Incisivus aus dem Prämaxillare angegeben und als Incisivlänge der Abstand zwischen diesem Austrittspunkt und der Spitze des Incisivus (Corbet et al. 1970). Der zarte Alveolenrand bricht jedoch leicht aus, was das Meßergebnis verfälschen kann. Der Vorderrand der Spalte zwischen den Incisivi (entspr. der Symphyse der Prämaxillaria) eignet sich besser zur Messung.

Ein weiterer Grund wird in der hohen Variabilität dieses Schädelmerkmals gesehen (Warmerdam 1982, Reichstein 1963). In der Tat liegt der Variationskoeffizient sehr hoch, verglichen z. B. mit dem der Condylobasallänge. Warmerdam (1982) gibt für

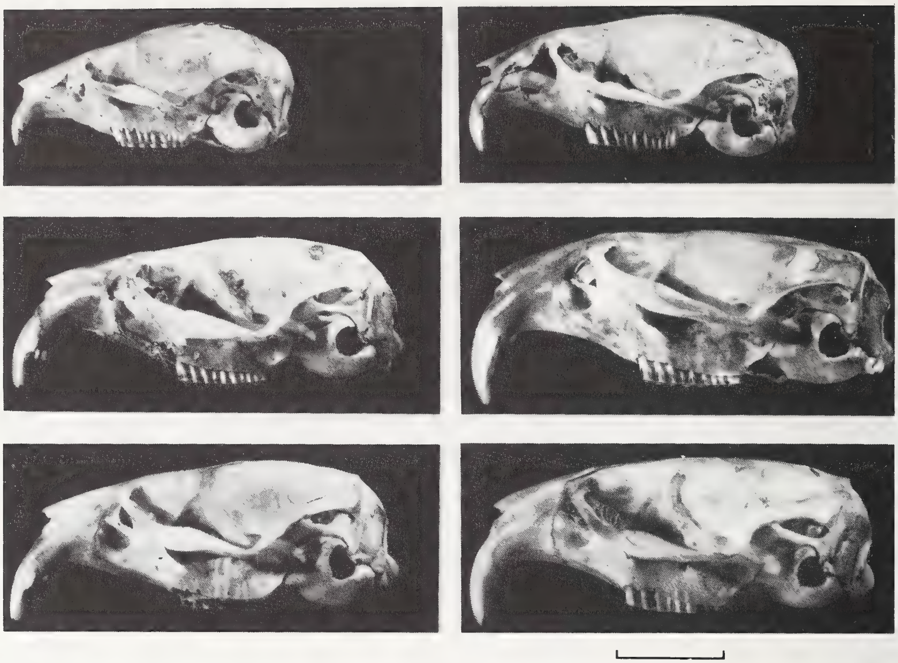


Abb. 4: Schermausschädel (*Arvicola terrestris*) in verschiedenen Altersstufen; Maßstab = 10 mm, linke Reihe von oben nach unten: *A. t. scherman* 20tägig, 60tägig, Wildfang (mind. 120 Tage), rechte Reihe von oben nach unten: *A. t. terrestris* 20tägig, 60 tägig, Wildfang (mind. 120 Tage).

A. t. scherman einen Variationskoeffizienten von 33,3 % und für *A. t. terrestris* von 50 % an. Die Werte in der vorliegenden Arbeit liegen für Wildfänge von *A. t. scherman* bei 26,7 % und für *A. t. terrestris* bei 102,3 %. Zum Vergleich siehe Tabelle 3: den Variationskoeffizienten für die Condylobasallänge gibt Warmerdam (1982) bei *A. t. scherman* mit 3,75 % bzw. bei *A. t. terrestris* mit 3,63 % an. Eigene Berechnungen an den Wildfängen von *A. t. scherman* und *A. t. terrestris* ergaben ähnlich niedrige Werte: 2,77 % bzw. 2,36 %. Aus Tabelle 3 geht weiterhin hervor, daß sich die jeweiligen Mittelwerte für die Condylobasallänge ebenfalls gleichen. Der von Warmerdam (1982) angegebene Proodontieindex von 0,21 ±0,07 für *A. t. scherman* stimmt in etwa mit dem von mir ermittelten Wert für die Wildfänge (0,187 ±0,05, vergl. Tab. 1) überein. Der Wert für *A. t. terrestris* dagegen, 0,12 ±0,06, liegt im Bereich der von mir gemessenen Maximalwerte (max = 0,11, vergl. Tab. 1) und führt bei ihm, im Gegensatz zu den vorliegenden Ergebnissen (Abb. 3), damit zur Überlappung der Wertebereiche.

Der Grund für den unterschiedlichen Index bei *A. t. terrestris* ist, da die Condylobasallängen übereinstimmen, in der unterschiedlichen Incisivlänge und der Condyloincisivlänge zu suchen. Offensichtlich sind es diese beiden Meßstrecken, die hauptsächlich für die schwierige Handhabung des Proodontieindex verantwortlich sind. Die Gründe hierfür sind zum einen, wie oben beschrieben, in meßtechnischen Schwierigkeiten zu sehen. Zum anderen sind die Länge und die Krümmung des Incisivus selber offenbar relativ variabel. Die Ausgangstiere meiner Laborzuchten waren nur vier Pärchen von *A. t. scherman* bzw. zwei Pärchen von *A. t. terrestris*, die jeweils in ganz eng umgrenzten Gebieten gefangen wurden (Kleist 1988). Das genetische Material ist somit recht homogen. Bei Wildpopulationen dürfte mit größeren regionalen Schwankungen zu rechnen sein.

Anhand der eigenen Untersuchungen und der in der Literatur angegebenen Daten ist deshalb zu formulieren: *A. t. scherman* ist generell durch stärkere Proodontie der oberen Incisivi gegenüber *A. t. terrestris* gekennzeichnet. Ob diese bereits während der Ontogenese nachweisbaren Unterschiede im Sinne einer artlichen Differenzierung beider Formen gedeutet werden können, muß allerdings bezweifelt werden, da bereits Bernard (1961) sowie eigene Untersuchungen (Kleist, unveröff.) gezeigt haben, daß die aquatische und die terrestrische Form der Schermaus im Labor mindestens bis zur F_2-Generation kreuzbar sind.

Danksagung

Diese Arbeit widme ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Jochen Niethammer, in aufrichtiger Dankbarkeit. Die Fähigkeit, wissenschaftlichen Problemen mit klaren und gut durchdachten Ratschlägen zu begegnen, verbunden mit einer unnachahmlichen liebenswürdigen Bescheidenheit und der offenbar nie versiegenden ehrlichen Freude an den Erfolgen seiner Studenten machen Herrn Niethammer nach wie vor zu dem besten Lehrer, den ich mir wünschen konnte.

Zusammenfassung

Untersucht wurde der Proodontiegrad der oberen Incisivi bei Laborzuchten von terrestrischen und aquatischen Schermäusen (*A. t. scherman* und *A. t. terrestis*). 20tägige Tiere beider Unterarten unterscheiden sich signifikant, 60tägige Tiere hochsignifikant voneinander. *A. t. scherman* ist dabei die proodontere Form. Der Proodontieindex nimmt mit steigendem Lebensalter zu. Aquatische und terrestrische Schermäuse ließen sich im Labor mindestens bis zur F_2-Generation züchten.

Literatur

Agrawal, V. C. (1967): Skull adaptations in fossorial rodents. — Mammalia 31: 300—312.

Bernard, J. (1961): A propos d'un croisement entre *Arvicola terrestris terrestris* L. et *A. terrestris sherman* Shaw. — Mammalia 25: 120—121.

Corbet, G. B., J. Cummings, S. R. Hedges & W. Krzanowski (1970): The taxonomic status of British Water voles, genus *Arvicola*. J. Zool. 161: 301—316.

Heim de Balsac, H. & R. Guislain (1955): Evolution et spéciation des campagnols du genre *Arvicola* en territoire francais. — Mammalia 19: 367—390.

Heuel, K. (1975): Der Kauapparat terrestrischer und aquatischer Schermäuse (*Arvicola*). — Unveröff. Staatsexamensarbeit, Bonn.

Kleist, D. (1988): Vergleichende Untersuchungen an terrestrischen und aquatischen Schermäusen (*Arvicola terrestris* Linnaeus 1758). — Unveröff. Diplomarbeit, Bonn.

Landry, S. O. (1957): Factors affecting the procumbency of rodent upper incisors. — J. Mammal. 38: 223—234.

Matthey, R. (1955): Nouveaux documents sur les chromosoms des Muridae. Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les Microtinae. — Rev. suisse Zool. 62: 163—206.

Matthey, R. (1956): Nouveaux apports à la cytologie comparée des rongeurs. 7. *Arvicola amphibius amphibius* L. — Chromosoma 7: 670—692.

Müller-Böhme, H. (1935): Beiträge zur Anatomie, Morphologie und Biologie der Großen Wühlmaus (*Arvicola terrestris* L., *Arvicola terrestris scherman* Shaw). Gleichzeitig ein Versuch zur Lösung ihrer Rassenfrage. — Arb. Biol. Reichsanstalt — Land- Forstwirtschaft 21: 363—453.

Musser, G. G. & M. D. Carleton (1993): Family Muridae. — Pp. 501—756, in: Mammal species of the World: A taxonomic and geographic reference. Second edition. Eds. Wilson, D. E. & Reeder, D. M. Smsithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Niethammer, J. & F. Krapp (1978, 1982): Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 1 und 2/I, Nagetiere I und II. — Aula, Wiesbaden.

Reichstein, H. (1963): Beitrag zur systematischen Gliederung des Genus *Arvicola* Lacépède 1799. — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 1: 155—204.

Sachs, L. (1978): Angewandte Statistik. 5. Aufl. — Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

Schreuder, A. (1933): Microtinae (Rod.) in the Netherlands, extinct and recent. — Verh. Koningkl. Akad. Wetensch. Amsterdam afd. Natuurk. (Tweede Sectie) 30: 3—35.

Thomas, O. (1919): A method of taking the incisive index of rodents. — Ann. Mag. Nat. Hist. (9) 4: 289—290.

Warmerdam, M. (1982): Numeriek-taxonomische studie van de twee vormen van de woelrat *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758) in Nederland en Belgie. — Lutra 2: 33—67.

Zagorodniuk, I. & V. Peskov (1994): Morphological variability, taxonomy and biogeography of East European water voles, genus *Arvicola*. — Z. Säugetierkunde 59, Sonderheft: 51—52.

Dagmar Kleist, Cäsariusstraße 5, D-53173 Bonn.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 283—285	Bonn, Juni 1996

Johannes Gistel und die Erforschung der Mäuse in Bayern

Harald Pieper

Abstract. The correct author name for the genus *Clethrionomys* is not the pseudonym Tilesius, but Gistel. He also described *Clonomys*, a synonym of *Sicista*, giving a (?credible) locality for Upper Bavaria.

Key words. *Clethrionomys*, nomenclature, *Sicista*, faunisitics, Bavaria

Seit ihrer ersten Beschreibung von der dänischen Insel Lolland durch Schreber (1780) hat die Rötelmaus ihren Gattungsnamen mehrfach gewechselt, so hieß sie noch bei Miller (1912) *Evotomys*. Der heute gültige Name *Clethrionomys* wurde an sehr versteckter Stelle publiziert und daher lange Zeit übersehen.

Im Rahmen einer Zusammenstellung deutschsprachiger Autoren der wissenschaftlichen Säugetiernamen ergab sich die Notwendigkeit einer Klärung des Verfassers von „*Glirium* species in Bavaria nonnullae. Detexit D. (ominus) G. Tilesius“ (1850), wobei schnell klar wurde, daß es sich hierbei nicht um Wilhelm Gottlieb Tilesius von Tilenau, Naturforscher und Zeichner bei Krusensterns Weltumseglung von 1803—1806, handeln konnte. Dieser hat sich nicht als Mammaloge betätigt und sich auch nicht im hohen Alter von 81 Jahren noch der Säugetierforschung zugewandt. Bei dem Namen des gesuchten Autors handelt es sich vielmehr um ein anagrammatisches Pseudonym (mit angehängter Endung -ius) von Johannes Nepomuk Franz Xaver Gistel (oft schrieb er sich Gistl). Diese Identität ist zwar schon sehr lange bekannt (Weller 1886) und konnte auch aus Sherborn (1932) entnommen werden, ist aber aus unerfindlichen Gründen bis heute nicht offiziell gelüftet worden. Gistel selbst schrieb auf dem Titelblatt seiner Isis, Heft 6: „Redacteur Dr. Johannes Gistel, genannt G. Tilesius.“

In der Herpetologie ist Gistel durch seine Autorschaft der Salamander-Gattung *Hydromantes* und der Sizilianischen Mauereidechse *Podarcis wagleriana* bekannt, in der Mammalogie bestenfalls durch seine Bennung der Robbengattung *Hydrurga*.

Die Arbeit von Gistel (1850) ist weiterhin von Interesse, da er hier außer *Clethrionomys* eine zweite Gattung neu beschreibt, die zwar von Sherborn (1932) gleichfalls aufgelistet, sonst aber nirgends (Miller 1912, Ellerman & Morrison-Scott 1966, Corbet 1978) erwähnt wurde. Sie trägt den Namen *Clonomys*, gegründet auf *Mus betulinus* Pallas, 1779. (Bisweilen wird 1778 als Jahr der Beschreibung genannt, jedoch erschien „Fasciculus secundus“ der „Novae species quadrupedum“ erst im folgenden Jahr, Sherborn 1902, Wendland 1992). Der Gattungsname *Sicista* J. E. Gray (1827) war Gistel offensichtlich entgangen, so daß *Clonomys* auf jeden Fall jüngeres Synonym ist. In seiner kurzen Diagnose erwähnt Gistel den sehr langen Schwanz und die Ähnlichkeit mit der Brandmaus (*Apodemus agrarius*), das eigentlich Aufregende ist aber, daß er schreibt „Habitat in Bavaria superiore circa Beyerberg in collinis“.

Eine Verwechslung mit letzterer scheint ausgeschlossen, da sie in Oberbayern nicht vorkommt.

Die genaue Lage des Fundortes ist etwas unklar: Beyerberg bei Ehingen/Mittelfranken kommt nicht in Frage, offensichtlich auch nicht Baierberg bei Mering nahe Augsburg. Die übrigen in Gistels Publikation genannten Lokalitäten, Schefftlarn (= Schäftlarn), Deining und Hessinloh (= Groß-Hessenlohe), liegen sämtlich südlich von München, dem Hauptwohnort des Autors. Nach Strand (1919) verbrachte er die Sommermonate auf dem Landgut Geisenbrunn bei Germering am westlichen Stadtrand von München.

Daß Gistel in seiner Arbeit bei *Clethrionomys* auch *rutilus* für die Umgebung von München angibt, spricht vielleicht für seine nicht allzu große Kenntnis auf mammalogischem Gebiet, andererseits hatten auch namhafte Autoren vor ihm Probleme mit der Artabgrenzung der Rötelmäuse.

Nachdem Schäfer 1933 in Ostpreußen die ersten deutschen (nach damaliger Grenzziehung) Waldbirkenmäuse in Gewöllen von Wald- (*Strix aluco*) und Habichtskäuzen (*S. uralensis*) nachgewiesen hatte (Mohr 1954), gelang 1936 ein Totfund in Schleswig-Holstein (Mohr 1951) und bald darauf (1937) der erste Lebendfang in Ostpreußen (Sanden 1940). Bis heute ist die Verbreitung von *Sicista betulina* in Mitteleuropa nur lückenhaft bekannt, und es haben sich bei ihrer Erhellung manche Überraschungen ergeben, z. B. die Funde in den österreichischen Alpen (Hable 1978) und (subfossil?) im Sauerland (Pucek 1982).

So wäre es nicht unbedingt von der Hand zu weisen, daß Gistels Angabe aus Oberbayern den allerersten, völlig übersehenen Erstnachweis für Mitteleuropa darstellt. Doch wie seine Biographen ausgeführt haben, ist Gistels Ruf als Wissenschaftler außerordentlich schlecht. So schreibt Strand (1919): „daß seine Angaben mit einer gewissen Vorsicht zu genießen sind, und daß er, ohne es zu beabsichtigen, unter Umständen ‚Wahrheit mit Modifikation' vorbrachte. Daraus ergibt sich aber lange nicht die Berechtigung, ihn sogar wie einen Betrüger und Lügner zu behandeln." Weiter Horn & Kahle (1935—1937): „Leider war er nicht nur meist konfus und stets ohne solides Wissen, sondern dabei auch immer sehr fleißig und ungeheuer schreibselig."

Wie dem auch sei, in Ermangelung eventuellen Belegmaterials (siehe Horn et al. 1990 zum Verbleib von Gistels entomologischen Sammlungen) wird der wahre Sachverhalt nicht mehr aufzuklären sein, doch erschien es wünschenswert, auf Gistels vergessene kleine Arbeit aufmerksam zu machen und nicht nur auf seine Urheberschaft des Namens *Clethrionomys*, sondern auch auf seinen möglichen frühen Fund der Waldbirkenmaus in Deutschland hinzuweisen.

Danksagung

Herrn Dr. Dietrich Ristow danke ich für die Beschaffung einer Kopie von Gistels Publikation sehr herzlich.

Literatur

Corbet, G. B. (1978): The Mammals of the Palaearctic Region: A Taxonomic Review. — Brit. Museum, London & Cornell Univ. Press, Ithaca.

Ellerman, J. R. & T. C. S. Morrison-Scott (1966): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. 2nd ed. — Brit. Museum, London.

Gray, J. E. (1827): A Synopsis of the Species of the Class Mammalia. — In: E. Griffith: The Animal Kingdom, Vol. 5. Whittaker, London.

Hable, E. (1978): Zur Verbreitung der Birkenmaus, *Sicista betulina* (Pallas) in Österreich (Mamm., Rodentia, Zapodidae). — Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum 7: 163—171.

Horn, W. & I. Kahle (1935—37): Über entomologische Sammlungen, Entomologen & Entomo-Museologie (Ein Beitrag zur Geschichte der Entomologie). — Selbstverlag, Berlin.

Horn, W., I. Kahle, G. Friese & R. Gaedike (1990): Collectiones entomologicae. Ein Kompendium über den Verbleib entomologischer Sammlungen der Welt bis 1960. — Akademie der Landwirtschaftswissenschaften der Deutschen Demokratischen Republik, Berlin.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia) in the Collection of the British Museum. — Brit. Museum, London.

Mohr, E. (1951): Die Birkenmaus. — Die Heimat 58: 196 u. 212.

Mohr, E. (1954): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer. 3. Aufl. — Gustav Fischer, Jena.

Pallas, P. S. (1779): Novae species quadrupedum e glirium ordine cum illustrationibus variis complurium ex hoc ordine animalium. Fasc. secundus. — Walther, Erlangen.

Pucek, Z. (1982)— *Sicista betulina* (Pallas 1778) — Waldbirkenmaus. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas, Band 2/I, Nagetiere II. Akad. Verlagsgesellschaft, Wiesbaden; pp. 516—538.

Sanden, W. von (1940): Alles um eine Maus. — Gräfe & Unzer, Königsberg.

Schreber, J. C. D. (1780): Die Säugthiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen, IV: 679—680 und Taf. CXC B. — Walther, Erlangen.

Sherborn, C. D. (1902): Index animalium sive index nominum quae ab A.D. MDCCLVIII generibus et speciebus animalium imposita sunt. — Typogr. Acad., Cambridge.

Sherborn, C. D. (1932): Index animalium sive index nominum quae ab A.D. MDCCLVIII generibus et speciebus animalium imposita sunt. Sect. 2: 1801—1850, part XXIX. — Brit. Museum, London.

Strand, E. (1919): Johannes Gistel und seine zoologischen Schriften. Ein Blatt aus der Geschichte der Zoologie. — Arch. Naturgesch. 83 A (11) (1917): 124—149.

Tilesius, G. (= J. Gistel) (1850): Glirium species in Bavaria nonnullae. — Isis (München) 2: 27—29.

Weller, E. (1886; Nachdruck Olms, Hildesheim & New York 1977): Lexicon Pseudonymorum. 2. Aufl. — Regensburg.

Wendland, F. (1992): Peter Simon Pallas. — Veröff. Histor. Kommission zu Berlin 80/I, II, de Gruyter, Berlin.

Dr. Harald Pieper, Zoologisches Museum, Hegewischstraße 3, D-24105 Kiel.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 287—305	Bonn, Juni 1996

Fassungsvermögen und innere Oberfläche des Darms von Weißzahnspitzmäusen (Mammalia: Crocidurinae) unterschiedlicher Körpergröße

Adelheid Langenbeck[1])

Abstract. Morphological parameters (length and width of intestine, shape and size of villi) of the digestive tract were studied in four species of white-toothed shrews, *Crocidura russula*, *C. suaveolens*, *Suncus murinus* and *S. etruscus*, covering a body mass range from 2 to 46 g. Based on these parameters the volume of the intestine and the surface of serosa and mucosa have been determined. A rotation paraboloid was taken as a model to calculate the surface and volume of the villi. Reliable preparation methods for the determination of intestine length and mucosa surface were tested and discussed. Intestine length is two times longer than body length in the species of *Suncus* and about two and a half times longer in the species of *Crocidura*. The relation of intestine length to body mass decreases with increasing body size. The factor for the surface enlargement of the mucosa against the serosa was highest in *Suncus etruscus*. Intestine length, width, thickness of the wall, serosa and mucosa surface, and absolute and netto volume of the intestine are correlated with body mass. Regression analyses of the length, surface and volume measurements show that the intestine volumes are proportional to the basal rate of metabolism.

Key words. Mammals, shrews, *Crocidura*, *Suncus*, intestine, anatomy, body size, metabolism.

Einleitung

Weißzahnspitzmäuse (Mammalia; Soricidae, Crocidurinae) haben ein recht weites Spektrum unterschiedlicher Körpergrößen: die Etruskerspitzmaus, *Suncus etruscus*, ist mit weniger als zwei Gramm Körpermasse die leichteste unter ihnen, während tropische Arten wie *Suncus murinus* (Südasien) oder *Crocidura olivieri odorata* (Westafrika) das zwanzig- bis fünfzigfache Gewicht erreichen können.

Es ist seit langem bekannt, daß Warmblüter unterschiedlicher Körpermasse unterschiedliche energetische Bedürfnisse pro Körpermasseneinheit haben. Dies ist durch zahlreiche Sauerstoffverbrauchsmessungen und Bestimmungen der Wärmeabgabe von Spitzmäusen bis zu Elefanten bestätigt worden. Die Umsatzrate ändert sich nicht proportional zur Körpermasse W, sondern folgt einer metabolischen Körpergröße von $W^{3/4}$ (Kleiber 1967). Das heißt, daß die Umsatzrate pro Körpermasseneinheit bei abnehmendem Körpergewicht steigt.

Innerhalb der Crocidurinen ist diese Beziehung anhand von Messungen des Sauerstoffverbrauchs oder der Wärmeproduktion durch verschiedene Autoren erwiesen worden (Hawkins et al. 1960, Weibel et al. 1971, Balakrishnan et al. 1972, 1974, Dryden et al. 1974, Vogel 1976, Fons & Sicart 1976, Nagel 1977). Andere physiologische Parameter wie Herz- und Atemfrequenz verhalten sich den energetischen Anforderungen entsprechend: beide nehmen mit abnehmendem Körpergewicht zu. Auch diese Regel hat sich für das Artenpaar *Suncus etruscus* (Weibel et al. 1971) und *Suncus murinus* (Balakrishnan et al. 1972, 1974) bestätigt.

---

[1]) vormals A. Geraets

Entsprechendes gilt für den Nahrungsbedarf: Während die Moschusspitzmaus täglich pro Gramm Körpermasse etwa ein halbes Gramm Insekten verzehrt (Balakrishnan 1977), frißt die Etruskerspitzmaus pro Tag und g Körpermasse nahezu die doppelte Menge (Geraets 1972, Frey & Vogel 1979). Mit abnehmender Körpergröße steigender relativer Nahrungsverbrauch wurde auch von anderen Untersuchern (Hawkins & Jewell 1962, Hunkeler & Hunkeler 1970, Pernetta 1976) bei Weißzahnspitzmäusen festgestellt.

Mit sich ändernder Körpergröße ändern sich also die Anforderungen an die Organe und Gewebe des Stoffwechsels: dies hat Konsequenzen sowohl für deren Leistung als auch für ihren Bau. Nur einige dieser Zusammenhänge sind bei Crocidurinen bisher bearbeitet worden. So wurden Untersuchungen über relative Organgewichte von Herz, Lungen, Nieren und Leber (Bartels 1978), eine Reihe von Blutparametern (Bartels et al. 1978, Balakrishnan et al. 1972, 1974), Kapillargröße und Alveolaroberfläche der Lunge (Weibel et al. 1971), Lipid- und Glucidgehalt verschiedener Gewebe (Fons et al. 1977) angestellt.

Wenig wissen wir über Konstruktion und Leistung des Verdauungstrakts: Die Verdauungszeit bei Etruskerspitzmäusen ist extrem kurz (Geraets 1972); Gartenspitzmäuse (*Crocidura suaveolens*) produzieren eine große Anzahl von Kothäufchen täglich (Pernetta 1976); der Ausnutzungsgrad der Nahrung bei verschiedenen Weißzahnspitzmäusen liegt auf einem einheitlichen, hohen Niveau (Geraets 1972, Pernetta 1976, Balakrishnan et al. 1977); Länge und Dichte der Magendrüsen bei *Crocidura russula* und *Suncus etruscus* unterscheiden sich signifikant (Geraets 1982). In welcher Weise die unterschiedlichen relativen Nahrungsmengen bei verschieden großen Crocidurinen vom Verdauungstrakt aufgenommen und verarbeitet werden, ist bis heute unbekannt.

Ziel der hier vorgelegten Untersuchung ist herauszufinden, ob Unterschiede in Parametern des Darmtrakts, vor allem in Bezug auf Fassungsvermögen und innere Oberfläche, bei Weißzahnspitzmäusen unterschiedlichen Körpergewichts erkennbar sind und in welcher Weise sie mit dem Körpergewicht korrelieren.

Material und Methoden

Untersucht wurden je zwei Artenpaare von Weißzahnspitzmäusen, *Crocidura russula* (7 Exemplare), *C. suaveolens* (4), *Suncus murinus* (5) und *S. etruscus* (2). Die Tiere stammten zum Teil aus Freilandfängen in Bonn (*Crocidura russula*), Nordsardinien (*C. russula*, *Suncus etruscus*) und der Camargue (*C. suaveolens*) bzw. aus Nachzuchten dieser Tiere im Zoologischen Institut der Universität Bonn, zum Teil aus Zuchtkolonien von Prof. Dryden, Slippery Rock State College, U. S. A. (*S. murinus*) und von Prof. Vogel, Lausanne (*S. etruscus*). Die Moschusspitzmäuse waren ausnahmslos Männchen, bei den kleineren Arten war das Geschlechterverhältnis ungefähr ausgeglichen.

Ernährungsgrundlage der Spitzmäuse waren Larven und Puppen von Mehlwürmern (*Tenebrio molitor*) zur beliebigen Aufnahme, zugefüttert wurden nestjunge Labormäuse (*Mus musculus*) (diese wurden von den Etruskerspitzmäusen nicht, von den anderen Arten dagegen gern angenommen), Fliegenmaden und -puppen, Heuschrecken, Grillen und Rinderherz. Die Moschusspitzmäuse erhielten als zusätzliches Grundfutter ein halbtrockenes Hundefertigfutter;

ein ähnliches Futter wird von Dryden für seine Zuchtkolonie verwendet. Wasser stand immer zur Verfügung.

Untersuchungsmethoden: Zunächst an Labormäusen, dann an Hausspitzmäusen wurde die Methode zur standardisierten Ermittlung von Länge und Durchmesser des Darms entwickelt und ausprobiert. An den so gewonnenen Präparaten wurde anschließend die Architektur der Darmmuscosa (Länge, Durchmesser und Dichte der Darmzotten) untersucht.

Präparationsgang: Die Spitzmäuse, die vorher nicht gehungert hatten (alle Därme waren mehr oder weniger gefüllt), wurden durch Genickschlag getötet. Die Bauchhöhle wurde ventral geöffnet, der Verdauungstrakt wurde nach Rundumincision des Afters und Durchtrennung des Pylorusteils des Magens im ganzen herauspräpariert. Nach Entfernung des Mesenteriums wurde der verbliebene Magenteil so über einem dünnen Schlauchende fixiert, daß die Öffnung gerade den Pylorus passierte. Unter leichtem Überdruck wurde physiologische Kochsalzlösung eingefüllt; bei den Vorversuchen hatte sich erwiesen, daß ein Druck von 12 cm Wassersäule gerade ausreichte, um den Darm von Inhalt leerzuspülen. Dieser Druck wurde auch, unabhängig von der Körpergröße des untersuchten Tiers, bei der sofort anschließenden Fixierung des Darms mit Isopropanol 3 : 1 beibehalten. Das untere Ende wurde abgebunden, danach das obere, und der Darm wurde frei in ein Gefäß mit der gleichen Fixierungslösung gehängt. Nach eintägiger Fixierung wurde er in 75%iges Isopropanol überführt und bis zur Untersuchung aufbewahrt.

Nach Überführung in Isopropanol 50 % (15 min) und Wasser (15 min) wurde der Darm entlang des dorsalen Mesenterialansatzes aufgeschnitten, mit der Mucosaseite nach oben flach ausgebreitet, Gesamtlänge und Breiten an sechs gleich weit voneinander entfernten Stellen wurden gemessen. Zur Färbung wurde die Feulgensche Nuclealreaktion verwandt: 1N HCl bei 60° C für 5 min, Ausspülen in Wasser, Schiffs Reagens im Dunklen eine Stunde, Ausspülen in Wasser. Der Darm wurde in 6 gleichlange Abschnitte unterteilt. Mit jedem dieser Abschnitte wurde folgendermaßen verfahren: Auf einer Paraffinplatte wurde das Darmstück mit der Mucosaseite nach oben flach ausgebreitet und mit Nadeln fixiert. Mit einer Rasierklinge wurden unter Lupenkontrolle im mittleren Teil des Abschnitts sehr schmale Streifen, quer zur Längsachse, von der Mitte zum Rand verlaufend, abgetrennt. Sie wurden auf einen Objektträger in 45%ige Essigsäure überführt und mit einem Deckglas bedeckt. Waren die Streifen schmal genug geschnitten, so boten sich die Zotten bei 120facher Mikroskopvergrößerung in

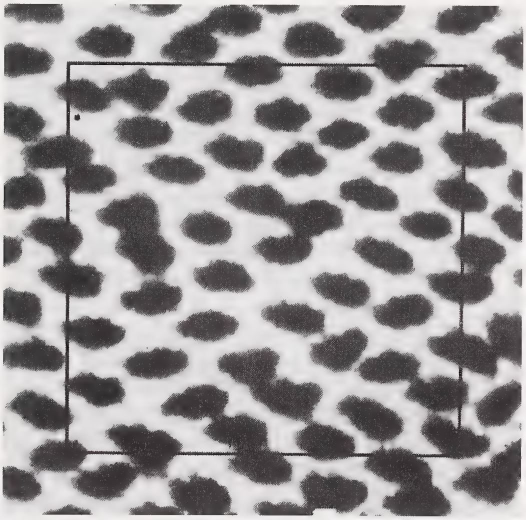


Abb. 1: Durchlichtfoto von der Serosaseite eines Darmstücks von *Suncus murinus*. Eingezeichnetes Meßquadrat von 1 mm Kantenlänge zur Auszählung der Zottendichte. Zwischen den dunklen Zottengrundrissen zeichnen sich helle Krypten ab.

Seitenlage, d. h. Längsansicht, dar. Sie lagen in unterschiedlichem Kontraktionsgrad vor; 10 gut gestreckte Zotten wurden mit Hilfe eines Okularmikrometers mit einer Genauigkeit von 0,012 mm der Länge nach gemessen. Aufgrund der Kernfärbung zeichnete sich die obere Grenze der Krypten scharf ab; diese Grenze wurde als Zottenbasis angesehen. Anschließend wurde das Darmstück, diesmal mit der Serosaseite nach oben, auf einen Objektträger mit 45%iger Essigsäure übertragen und mit einem Deckglas bedeckt; Länge und Breite wurden wiederum gemessen. Bei Auflicht und Durchlicht wurde je ein Mikrofoto aufgenommen; außerdem wurde ein Objektmikrometer mit der Einteilung 0,01 mm bei gleicher Vergrößerung fotografiert. An dem Durchlichtfoto (Abb. 1) wurde die Zottendichte pro mm² ausgezählt und der Längs- und Querdurchmesser von 10 Zottenbasen gemessen.

Berechnung der Gesamtmucosafläche: Die Oberfläche Z einer Einzelzotte wurde als Rotationsparaboloid berechnet:

$$Z = \frac{2\pi \sqrt{\frac{y^2}{2x}}}{3} * \left[\left(\frac{y^2}{2x} + 2x \right)^{\frac{3}{2}} - \left(\frac{y^2}{2x} \right)^{\frac{3}{2}} \right]$$

wobei x die Höhe, y der Radius des Rotationsparaboloids ist. Der Radius wird aus dem Zottenlängsdurchmesser y' und dem Zottenquerdurchmesser y'' ermittelt: $y = \frac{y' + y''}{4}$. Die Zottengrundfläche G wird als Kreisfläche berechnet: $G = \pi y^2$. Die Mucosafläche M_1 eines mm² Serosa setzt sich zusammen aus der Serosafläche S_1 (1 mm²) und der Gesamtheit der darauf befindlichen Zottenoberflächen, abzüglich der Summe der von den Zotten bedeckten Grundflächen G: $M_1 = 1 + d\,(Z-G)$, wobei d die Zottendichte (= Zottenzahl pro mm²) angibt. M_1 gibt den Faktor der Oberflächenvergrößerung, also das Verhältnis von Mucosa zu Serosa (M/S) an. Die Gesamtmucosafläche M des Darms ist das Produkt aus der Gesamtserosafläche S und M_1: $M = S\,[1+d(Z-G)]$.

Ergebnisse

Morphologische Kriterien zur Abgrenzung und Benennung vergleichbarer Darmteile, z. B. Dünn- und Dickdarm, fehlen; die vier untersuchten Arten haben keinen Blinddarm, ebenso läßt die Gefäßversorgung des Darms keinen Rückschluß auf eine solche Differenzierung zu (Geraets 1980). Ein weiteres allgemeines Charakteristikum der untersuchten Därme ist ihre gänzliche Auskleidung mit Darmzotten; erst kurz vor dem After flachen die Zotten ab und gehen in die Zickzackfalten des Rektums über (Abb. 2). Im Folgenden werden Einzelstrukturen und -daten, die untersucht und verglichen werden, sechs gleichlangen Abschnitten des Gesamtdarms vom Pylorus zum After zugeordnet.

Darmlänge, -durchmesser und -volumen, Serosafläche

In Tabelle 1 sind die Mittelwerte der Darmlängen und das Verhältnis von Darmlänge zur Körperlänge und zum Körpergewicht zusammengestellt. Die gefundenen Unterschiede in der Darmlänge der verschiedenen Arten lassen sich zwischen den drei kleineren Arten statistisch absichern ($p < 0{,}01$, nicht jedoch zwischen *Crocidura russula* und *Suncus murinus* ($p > 0{,}05$). Bezogen auf die Körperlänge beträgt die Darmlänge bei den *Suncus*-Arten ungefähr das Doppelte, bei den *Crocidura*-Arten etwa das Zweieinhalbfache. Das Verhältnis Darmlänge/Körpermasse nimmt bei steigender Körpergröße deutlich ab.

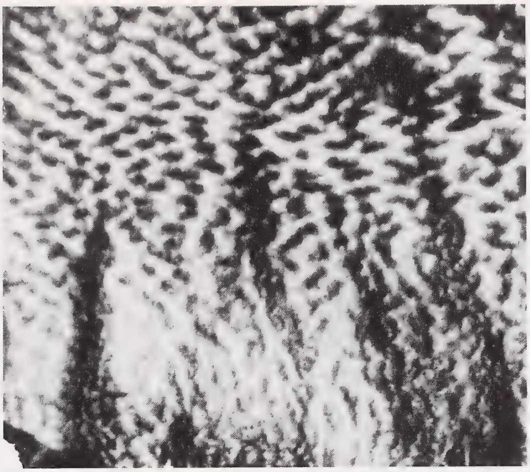


Abb. 2: Zotten-Rektumfalten-Übergangszone bei *Suncus murinus*. Aufnahme bei Durchlicht, Entfernung vom After etwa 9 mm. Dort, wo die im oberen Bildteil ovalen Zottengrundrisse miteinander verschmelzen, flachen die Zotten zu leistenförmigen Strukturen ab.

Der Darmdurchmesser (Tab. 2) wird bei zunehmender Körpermasse größer, nimmt aber weniger stark zu als die Darmlänge. Während bei der Etruskerspitzmaus die Darmlänge das 28fache des Darmdurchmessers beträgt, beträgt sie bei der Moschusspitzmaus das 55fache. Die Serosafläche (Tab. 2) wird aus Länge und Umfang, das Volumen (Tab. 2) aus Länge und Querschnittsfläche berechnet. Da der Darmdurchmesser nicht konstant ist, sondern bei allen untersuchten Arten vom ersten bis zum letzten Darmabschnitt abnimmt, ändern sich Umfang und Querschnitt entsprechend. Tabelle 3 zeigt die Abnahme der Serosafläche pro Darmlängeneinheit von cranial nach caudal bei den vier Arten.

Tabelle 1: Absolute und relative Darmlängen (Mittelwerte; Standardabweichung in Klammern).

Art	N	Darmlänge (mm)	Kopf-Rumpf-länge (mm)	$\frac{\text{Darmlänge}}{\text{KR-Länge}}$	Körper-masse (g)	$\frac{\text{Darmlänge}}{\text{Körpermasse}}$
Suncus etruscus	2	81 (18)	45	1,8	3,3	24,5
Crocidura suaveolens	4	166 (21)	67	2,5	8,4	19,8
Crocidura russula	7	226 (8)	80	2,8	11,4	19,8
Suncus murinus	5	243 (25)	116	2,1	45,5	5,3

Tabelle 2: Darmdurchmesser, Serosafläche und Darmvolumen (Standardabweichungen in Klammern).

Art	N	Darmdurchmesser	Serosafläche	Darmvolumen
Suncus etruscus	2	2,87 (0,36)	735 (255)	539 (243)
Crocidura suaveolens	4	3,17 (0,21)	1 697 (290)	1 327 (335)
Crocidura russula	6	3,56 (0,18)	2 562 (198)	2 228 (263)
Suncus murinus	5	4,45 (0,67)	3 324 (777)	3 832 (1 174)

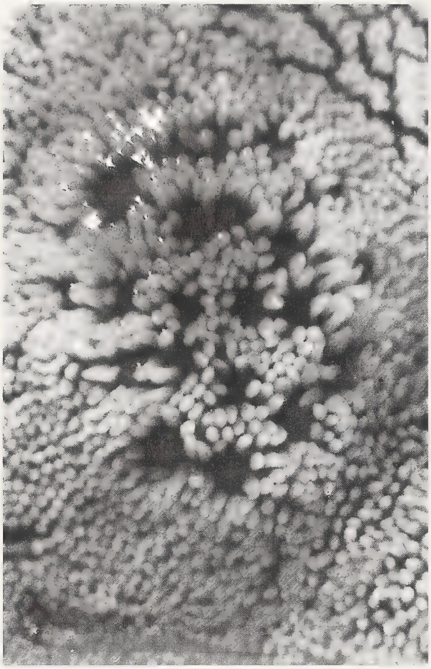


Abb. 3: Darmzotten von *Suncus murinus*. Die zottenfreien Stellen werden von Einzelnoduli einer Peyerschen Platte eingenommen.

Zottenmorphologie, Zottenmaße und -dichte

Abbildung 3 zeigt die Darmzotten einer Moschusspitzmaus; in Abb. 4 sind die vorgefundenen Form- und Größenverhältnisse der Darmzotten in den sechs Darmabschnitten bei den vier untersuchten Arten dargestellt. Der Zottengrundriß ist in allen Fällen oval, weicht aber nicht sehr von der Kreisform ab. Die Zottenkuppen sind ausnahmslos stumpf abgerundet. Die Zottenform ist demnach als fingerförmig („finger-like", Pfeiffer 1968) zu bezeichnen.

Bei allen Arten nimmt die Zottenlänge von cranial nach caudal ab. Sie ist im ersten Darmabschnitt mehr als doppelt so groß wie im letzten. In der durchschnittlichen Zottenlänge (Tab. 4) übertrifft die Etruskerspitzmaus die anderen Arten deutlich. Der Unterschied zu *Crocidura russula* ist hoch ($p < 0{,}001$), zu *Crocidura suaveolens* und *Suncus murinus* schwach ($p < 0{,}05$) signifikant. Die gefundenen Unterschiede zwischen den drei größeren Arten lassen sich nicht absichern. Der höhere Mittelwert für die Zottenlänge der Etruskerspitzmaus kommt dadurch zustande, daß die Zotten in den ersten Darmabschnitten erheblich länger sind als bei den anderen Arten, während im vorletzten und letzten Abschnitt kaum Unterschiede bestehen (Abb. 4). Die Durchschnittswerte der Zottendurchmesser sind in Tab. 4 wiedergegeben. Mittelt man die Werte für Längs- und Querdurchmesser, so liegen *Suncus etruscus* mit 124 µm, *Suncus murinus* mit 126 µm und *Crocidura russula* mit 127 µm dicht beieinander, *Crocidura suaveolens* weist mit 114 µm die geringste Zottendichte auf. Im Darmverlauf ändern sich die Zottendicken, verglichen mit den Zottenlängen, wenig (Abb. 4); die Maxima für Längs- und Querdurchmesser liegen im ersten oder zweiten Abschnitt, die Minima bei den beiden *Crocidura*-Arten im fünften oder sechsten, bei den *Suncus*-Arten im vierten bis sechsten Abschnitt. Insgesamt werden die Zotten der *Crocidura*-Arten von vorn nach hinten kontinuierlich dünner, bei den *Suncus*-Arten nehmen sie zum Darmende hin an Dicke noch einmal zu.

Die mittlere Zottendichte ändert sich von Art zu Art wenig; sie liegt zwischen 50 und 68 Zotten pro mm² Serosafläche (Tab. 4). Von cranial nach caudal nimmt sie kontinuierlich zu, erreicht bei den beiden *Suncus*-Arten im vierten, bei den *Crocidura*-Arten im fünften Abschnitt ihr Maximum und nimmt zum After hin wieder ab (Tab. 5).

Zottenoberfläche und -volumen

Oberfläche und Volumen einer Einzelzotte sind bei *Suncus etruscus*, bedingt durch die größere Zottenlänge, größer als bei den anderen Arten (Tab. 6). Bei diesen erscheint für beide Werte eine leicht steigende Tendenz mit zunehmender Körpergröße, die aber nicht abzusichern ist. Bei allen Arten nimmt die Oberfläche einer Einzelzotte vom ersten bis zum letzten Darmabschnitt kontinuierlich ab. Das Verhältnis von Zottenvolumen zu Zottenoberfläche liegt für alle Arten auf einem recht einheitlichen Niveau (Tab. 6).

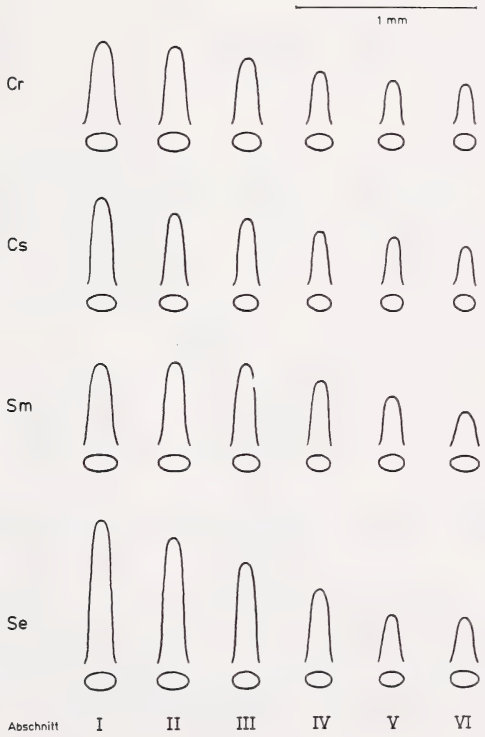


Abb. 4: Form und Größe der Darmzotten bei *Crocidura russula* (Cr), *C. suaveolens* (Cs), *Suncus murinus* (Sm) und *S. etruscus* (Se). Unter der Seitenansicht ist jeweils der Zottengrundriß dargestellt. Die sechs Darmabschnitte von cranial nach caudal sind mit römischen Ziffern bezeichnet.

Tabelle 3: Größe der Darmserosafläche (mm²) der sechs Darmabschnitte von cranial nach caudal (Standardabweichungen in Klammern).

Art	N	Abschnitt I	II	III	IV	V	VI
Suncus etruscus	2	136 (48)	136 (48)	136 (48)	123 (46)	109 (43)	94 (21)
Crocidura suaveolens	4	335 (65)	297 (48)	297 (48)	272 (46)	264 (44)	230 (42)
Crocidura russula	6	460 (22)	463 (26)	444 (23)	431 (44)	401 (51)	355 (43)
Suncus murinus	5	599 (130)	651 (133)	651 (168)	631 (146)	580 (151)	390 (56)

Tabelle 4: Zottenlänge, Zottenlängs- und querdurchmesser und Zottendichte (Standardabweichungen in Klammern).

Art	N	Zottenlänge (µm)	Zottendurchmesser (µm) längs	quer	Zottendichte (Anzahl/mm²)
Suncus etruscus	2	496 (62)	157 (9)	90 (1)	63,6 (0,6)
Crocidura suaveolens	4	340 (60)	137 (4)	91 (4)	67,6 (9,4)
Crocidura russula	6	336 (24)	155 (7)	98 (9)	49,5 (9,7)
Suncus murinus	5	376 (21)	158 (18)	94 (6)	53,8 (2,8)

Tabelle 5: Zottendichte (Anzahl der Zotten pro mm² Serosafläche) in den sechs Darmabschnitten (Standardabweichungen in Klammern).

Art	N	Abschnitt I	II	III	IV	V	VI
Suncus etruscus	2	50,9 (11,3)	60,5 (0,7)	69,0 (5,7)	78,0 (1,4)	67,5 (5,0)	47,5 (3,5)
Crocidura suaveolens	4	53,3 (9,0)	61,3 (9,9)	64,0 (7,2)	74,5 (15,6)	86,0 (17,3)	66,3 (15,2)
Crocidura russula	6	40,2 (6,3)	42,7 (9,0)	44,8 (8,8)	56,5 (23,8)	59,2 (13,6)	53,8 (7,4)
Suncus murinus	5	46,6 (4,6)	51,0 (6,0)	55,8 (3,4)	65,2 (8,1)	61,0 (7,8)	40,0 (6,7)

Tabelle 6: Oberfläche und Volumen einer Einzelzotte, Verhältnis von Zottenoberfläche zu Zottenvolumen (Standardabweichungen in Klammern).

Art	N	Oberfläche einer Einzelzotte (10^{-2} mm²)	Volumen einer Einzelzotte (10^{-4} mm³)	Oberfläche/ Volumen (mm²/mm³)
Suncus etruscus	2	13,2 (0,1)	29,3 (1,8)	45,1
Crocidura suaveolens	4	8,3 (1,5)	17,4 (3,7)	47,7
Crocidura russula	6	9,4 (0,5)	21,4 (1,6)	43,9
Suncus murinus	5	10,2 (0,7)	23,8 (4,6)	42,9

Tabelle 7: Mucosafläche und Verhältnis von Mucosa zu Serosa (Mittelwerte).

	N	Mucosafläche (mm²)	Mucosa / Serosa
Suncus etruscus	2	6 047 (1 465)	8,3 (0,8)
Cocidura suaveolens	4	9 937 (2 452)	6,0 (1,5)
Crocidura russula	6	12 058 (2 231)	4,8 (0,8)
Suncus murinus	5	19 488 (3 592)	5,7 (0,1)

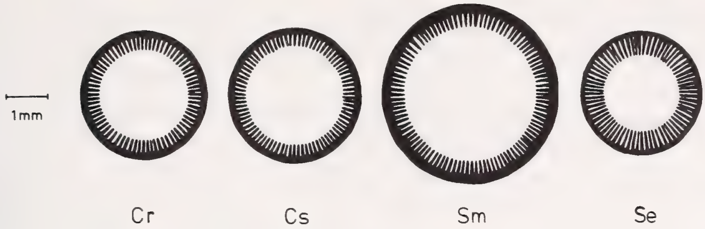


Abb. 5: Darmquerschnitte von *Crocidura suaveolens* (Cs), *C. russula* (Cr), *Suncus murinus* (Sm) und *S. etruscus* (Se), schematisch.

Anteil des Darmwandvolumens am Darmvolumen

Ein erheblicher Teil des durch den Durchmesser gegebenen Darmvolumens wird durch die Darmwand selbst (Mucosa und Serosa) eingenommen. Das übrig bleibende Volumen, also den Raum, der dem Nahrungschymus zur Verfügung steht, bezeichne ich als Nettodarmvolumen.

Die Darmwanddicken (gemessen von der Serosafläche bis zur Zottenbasis) nehmen mit steigendem Körpergewicht zu; im Verhältnis zum Darmdurchmesser bleibt ihr Anteil jedoch relativ konstant. Anders verhält es sich mit dem prozentualen Anteil des Zottengesamtvolumens am Darmvolumen: hier übertrifft die Etruskerspitzmaus die anderen Arten um das etwa Dreifache. Abb. 5 zeigt maßstäblich, wie die Mittelwerte von Darmdurchmesser, Darmwanddicke, Zottenlänge und -dichte sich im Querschnitt darstellen. Bei *Suncus etruscus* ragen die Zotten sehr weit in das Darmvolumen vor; sie nehmen nahezu ein Drittel des Radius ein. Die Abbildung 6 gibt den prozentualen Zottenanteil am Darmvolumen in den einzelnen Darmabschnitten wieder. Aus ihr geht hervor, daß der Unterschied zwischen *Suncus etruscus* und den größeren Arten in den ersten vier Darmabschnitten zustandekommt, während er im vorletzten und letzten Abschnitt kaum mehr besteht.

Faktor der Oberflächenvergrößerung

Tabelle 7 gibt den Absolutwert der Mucosafläche und das Ausmaß der Oberflächenvergrößerung, d. h. das Verhältnis von Mucosa zu Serosa, für die untersuchten Arten wieder.

Die Gesamtmucosafläche der kleineren Arten ist, gemessen an der größten, recht hoch; bei der Etruskerspitzmaus beträgt sie etwa ein Drittel der Fläche der Moschusspitzmaus.

Der Faktor der Oberflächenvergrößerung ist am größten bei *Suncus etruscus*; bei den drei anderen Arten läßt sich ein Trend, der in Beziehung zur Körpergröße stände, nicht feststellen. Allenfalls innerhalb der Gattung *Suncus* und *Crocidura* weist jeweils die kleinere Art den größeren Oberflächenvergrößerungsfaktor auf. Im Verlauf des Darms verringert er sich bei allen Arten zum After hin.

Beziehungen zwischen morphologischen Parametern und Körpergewicht

Den für die Einzeltiere gefundenen Werten lassen sich mit genügender Zuverlässig-

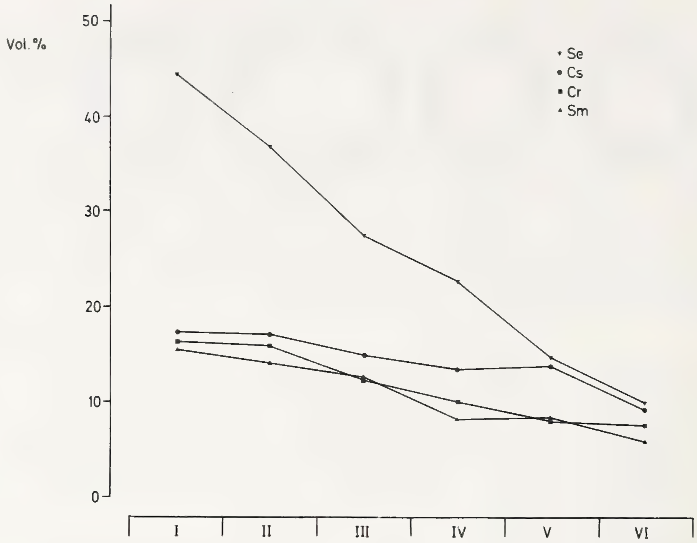


Abb. 6: Raumanteil der Darmzotten am Darmvolumen. Abszisse: Darmabschnitte, Ordinate: Prozentualer Zottenanteil. Se: *Suncus etruscus*, Cs: *Crocidura suaveolens*, Cr: *Crocidura russula*, Sm: *Suncus murinus*.

keit Potenzfunktionen des Körpergewichts W anpassen. Folgende Regressionen wurden berechnet:

Darmlänge L (mm) = $85\ W^{0,31}$ ($r^2 = 0,59$)
Darmvolumen V (mm^3) = $368\ W^{0,64}$ ($r^2 = 0,77$)
Darmnettovolumen V_{net} (mm^3) = $227\ W^{0,70}$ ($r^2 = 0,73$)
Serosafläche S (mm^2) = $626\ W^{0,48}$ ($r^2 = 0,73$)
Mucosafläche M (mm^2) = $4\,260\ W^{0,40}$ ($r^2 = 0,78$).

Das Bestimmtheitsmaß r^2 läßt eine gute Anpassungsgenauigkeit der gefundenen Regressionen für V, V_{net}, S und M, eine geringere Anpassungsgenauigkeit für L erkennen.

Diskussion

Während es eine Fülle von deskriptiven anatomischen und histologischen Untersuchungen des Darmtrakts von Säugetieren gibt, sind quantitative Arbeiten bis heute selten unternommen worden. Dies liegt zweifellos an den Schwierigkeiten, zu reproduzierbaren Meßergebnissen zu gelangen. Aus diesem Grund sollen zunächst die in dieser Arbeit angewandten Untersuchungsmethoden erörtert werden, bevor die Ergebnisse diskutiert werden.

Zur Problematik von Längenmessungen am Verdauungstrakt

Unfixierte, frisch entnommene Därme sind äußerst dehnbar. Werden sie „ohne Zug" oder „soeben ausgestreckt" gerade gelegt und vermessen, wie dies verschiedene Untersucher getan haben, so ist das Ergebnis notwendigerweise recht variabel. Mangold (1951), Harder (1951) und Schultz (1965) beklagen die schlechte Vergleichbarkeit der mit solchen, nicht reproduzierbaren Methoden gewonnenen Ergebnisse von Darmlängenmessungen.

Bisher ist noch keine befriedigende Methode entwickelt worden, die für alle Tiergrößen und Darmkonstruktionen anwendbar wäre. Mangold, der vor allem Nutztiere (Schwein, Pferd, Kaninchen, Wiederkäuer und Geflügel) untersuchte, arbeitete mit Haesler eine Methode aus, „bei der die Darmteile in langen Wannen mit physiologischer Kochsalzlösung suspendiert und durch eine Gewichtsbelastung bis eben zum Ausgleich ihrer Krümmungen ausgestreckt gemessen werden" (Mangold 1951: 8). Harder wandte die Arbeitsweise an, „den Darm unter Belassung der Serosa und ohne jede Zerrung vom Menenterium abzutrennen und durch Hindurchgleitenlassen durch die nasse Hand auf einer nassen Unterlage, ohne willkürliche Zerrung auszulegen und zu messen. Bei großen Tieren muß der Darm dabei im Zickzack gelegt werden." (Harder 1951: 28—29) Auch Harder arbeitete mit relativ großen Säugern, Schafen und Kaninchen.

Bei Kleinsäugern wird ebenfalls meist der von den Mesenterien befreite Darm so weit gestreckt, daß er gerade liegt, nicht darüber hinaus, was „noch in erheblichem Maße möglich gewesen wäre" (Eisentraut, zit. nach Schultz 1965: 247). Ich habe durch wiederholte Messungen von nach dieser Methode ausgelegten Därmen (Hausmaus, Hausspitzmaus) festgestellt, daß dabei die Meßergebnisse selbst des gleichen Untersuchers stark schwanken. Am wenigsten ist dies der Fall, wenn die Präparation unter Wasser durchgeführt wird. Auch das Auslegen auf einer nassen Glasplatte (Myrcha 1964, Gebczynska & Gebczynski 1971) führt zu besseren Ergebnissen als die Verwendung jeden anderen Untergrunds. Müller (1919, zit. nach Harder 1951: 29) vermaß die Länge von frei aufgehängten Därmen. Diese Methode hätte bei Kleinsäugern den Vorteil eines vom Untersucher unabhängigen Dehnungsfaktors, bewirkt aber eine unterschiedlich starke Dehnung verschiedener Darmabschnitte; deshalb halte ich sie für unbrauchbar.

Aus diesen Gründen habe ich die Meßergebnisse an frischen Därmen nicht verwendet, sondern bei allen untersuchten Spitzmäusen eine einheitliche und reproduzierbare Fixierungsmethode, nämlich das Fixieren unter einheitlichem Druck, angewandt. Die gewählte Höhe des Drucks (12 cm Wassersäule) war diejenige, die soeben ausreichte, um beim Durchspülen den Darm von Inhalt zu befreien. Zwar lassen sich auch fixierte Därme noch dehnen, jedoch längst nicht so stark wie frische. Breitet man so behandelte Därme nach dem Aufschneiden längs des dorsalen Mesenteriums flach auf einer nassen Glasplatte aus, so sind die Meßergebnisse recht zuverlässig, wie ich bei wiederholten Messungen feststellte. Der Schrumpfungsfaktor bei der hier angewandten Fixierung mit Isopropanol-Eisessig (3 : 1) beträgt ca. 10 % vom Frischwert. Eisentraut (1950) stellte bei Alkoholkonservierung ein Verhältnis von 125 : 100 zwischen frischen und fixierten Därmen fest. Den Schrumpfungsfaktor genauer zu bestimmen, ist wegen der Unsicherheit der Frischmessung wohl nicht möglich.

Techniken der Oberflächenbestimmungen der Darmmucosa

Bei einer Reihe von Versuchen, die Mucosafläche des Darms zu bestimmen (Cuvier 1805, Krause 1879, Magnan 1912, Vintrump 1922, Krogh 1922, Verzar & Dougall

Tabelle 8: Übersicht der verschiedenen Arbeitsmethoden zur Bestimmung von Zottenoberfläche und -dichte und der Berechnungsweisen des Faktors der Oberflächenvergrößerung bzw. der Gesamtmucosafläche.

Autor	Objekt	Fixierung	Präparat	Messung	Berechnung
Heidenhain 1888	Hund	Osmiumsäure, Alkohol	Handschnitte	Objektmikrometer, Zählung von Zotten pro Längeneinheit, Zottenmaße von Spee übernommen	Zotten als Zylinder
Warren 1939	Hund	Formol 10 % unter Druck von 60 cm Wassersäule	Celloidineinbettung, Längs- und Querschnitte	Projektion, Vergrößerung 80fach, Messung der Serosa- und Mucosalinie mit Meßrand	Näherungsformel: $\frac{EA}{SA} = \frac{MC}{SC} + \frac{ML}{SL} - 1$ (Erläuterung s. Text)
Wood 1944	Katze, Ratte	Pikrinsäure in Dioxan	Paraffineinbettung, Längs- und Querschnitte	Projektion, Messung nach Warren	nach Warren
Fisher & Parsons 1950	Ratte	Bouin + Ringerlösung 1 : 1, 50 ml	Paraffineinbettung, Längs- u. Querschnitte 8μm	Projektion 50fach, Messung nach Warren, zusätzlich Messung zottenfreier Mucosastrecken	modifiziert nach Warren
Hladik 1967	versch. Primaten	Mazeration 2—6 Stunden in Wasser, Einfrieren	Abspülen des Mucosaepithels	Stereomikroskop, Mikrofotos	nicht angegeben
Clarke 1970	Ratte	Alkohol-Eisessig, 0,15 ml pro cm Darmlänge	Stückfärbung nach Feulgen, Mikrofotos, Abpräparieren von Einzelzotten	Zottendichte: Auszählen von Fotos, Zottenmaße: Binokular mit Okularmikrometer	Zotten: als elliptischer Körper mit seitenparalleler Grundfläche
Barry 1976	versch. Kleinsäuger	Formol 10 %, bis zum Anschein natürlicher Füllung	Aufteilung des Dünndarms in fünf gleichlange Abschnitte	Dichte und Zottenmaße: Binokular mit Objekt- und Okularmikrometer	Zotten: als Prisma

1936, Sass 1939), haben die Autoren keine Angaben zur verwendeten Arbeitstechnik gemacht; in einigen Fällen (Heidenhain 1888, Hladik 1967) ist die Arbeitsweise wegen unvollständiger Angaben nicht nachvollziehbar. In der Tabelle 8 sind verschiedene Techniken der Untersuchung und Berechnung der Mucosaarchitektur, die bisher verwandt wurden, zusammengestellt. Warren (1939) entwickelte eine reproduzierbare Methode, die von mehreren Nachfolgern, zum Teil in modifizierter Form (Wood 1944, Fisher & Parsons 1950, Permezel & Webling 1971, Boyne et al. 1966) übernommen wurde. Sie beruht auf dem Prinzip, histologische Längs- und Querschnittspräparate des Darms mit 50—80facher Vergrößerung zu projizieren und die Umrißlinien von Mucosa und Serosa mit einem Meßrad auszumessen. Aus den Längenverhältnissen von Mucosa und Serosa wird dann auf deren Flächenverhältnisse geschlossen:

$$\frac{\text{Geschätzte (Mucosa)fläche}}{\text{Serosafläche}} = \frac{\text{Mucosaumfang}}{\text{Serosaumfang}} + \frac{\text{Mucosalänge}}{\text{Serosalänge}} - 1$$

Warren sah diese Berechnungsweise selbst nur als Näherungsformel an. Von der Berechnung abgesehen, liegt ein Nachteil dieser Arbeitsmethode darin, daß die Darmzotten genau parallel (wobei es gleichgültig ist, ob senkrecht oder schräg zur Serosafläche) stehen müssen; biegen sie sich in der Schnittebene zueinander, so wird die Mucosafläche zu groß, biegen sie sich auseinander, so wird sie zu klein geschätzt.

Eine andere Bestimmungsmethode der Mucosafläche besteht darin, an gefärbten oder ungefärbten Stückpräparaten von Därmen Zottenlänge, -durchmesser und -dichte zu messen. Zur Berechnung der Oberfläche einer Einzelzotte wird das Modell eines geometrischen Körpers verwendet: Zylinder (Heidenhain 1888), elliptischer Körper auf seitenparalleler Grundfläche (Clarke 1970), Prisma (Barry 1976). Keiner dieser Körper entspricht allen bei den hier untersuchten Spitzmäusen gefundenen Zottenformen. Zwar bechreibt der Zylinder die langen Zotten des Duodenums, das Prisma und der elliptische Körper die niedrigen Zotten des Colons einigermaßen genau, im umgekehrten Fall aber ist die Ähnlichkeit gering. Dagegen erscheint mir das Modell des Rotationsparaboloids geeignet, sowohl den extremen als auch den intermediären Formen annähernd gerecht zu werden. In der Arbeit von Barry (1976), unter dessen acht untersuchten Kleinsäugern sich eine Spitzmaus (*Blarina brevicauda*, Soricinae) befindet, sind Einzelparameter wie Länge, Längs- und Querdurchmesser und Dichte pro mm^2 angegeben. So ist es möglich, Vergleiche zwischen den Ergebnissen verschiedener Rechenmethoden anzustellen:

Dünndarmabschnitt	Mucosafläche (mm^2) pro mm^2 Serosafläche bei Berechnung als Prisma	Rotationsparaboloid
I	5,93	5,44
II	6,40	5,57
III	4,36	4,07
IV	3,32	3,04
V	3,00	2,81.

Tabelle 9: Zusammenstellung über Faktoren der Oberflächenvergrößerung des Darms (Musosafläche pro Serosaflächeneinheit) bei Säugetieren.

Untersuchungsobjekt	Faktor	Autor	Darmabschnitt
Chiroptera:			
Eptesicus fuscus	9,5— 3,2	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Insectivora:			
Blarina brevicauda	6,4— 3,9	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Crocidura suaveolens	7,2— 3,7	diese Arbeit	6 Darmabschnitte
Crocidura russula	6,1— 3,3	diese Arbeit	6 Darmabschnitte
Suncus etruscus	13,7— 3,5	diese Arbeit	6 Darmabschnitte
Suncus murinus	7,2— 2,6	diese Arbeit	6 Darmabschnitte
Primates:			
Microcebus murinus	4 — 5	Hladik 1967	Duodenum
	1,2— 1,5		Ileum
Arctocebus calabarensis	4,5— 5	Hladik 1967	Duodenum
	1,2— 1,3		Ileum
Cheirogaleus major	5 — 6	Hladik 1967	Jejunum
Lepilemur mustelinus	6 — 8	Hladik 1967	Duodenum
	2 — 2,5		Ileum
Cercocebus albigena	4 — 5	Hladik 1967	Duodenum
Mensch	ca. 5	Krause 1879	Ileum
Mensch	6,2	Sass 1939	nicht angegeben
Lagomorpha:			
Kaninchen	17,6	Vintrump 1922 (nach Krogh 1959)	Duodenum
Rodentia:			
Microtus pennsylvanicus	3,7— 2,6	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Microtus ochragaster	5,6— 3,2	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Zapus hudsonius	5,2— 2,7	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Mus musculus	4,7— 2,3	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Ratte	6,8	Verżar & Dougall 1936	nicht angegeben
Ratte	4 — 6	Wood 1944	Jejunum, Ileum
Ratte	3,7	Fisher & Parsons 1950	Duodenum, Jejunum, Ileum
Ratte, lact.	11,3— 7,7	Boyne et al. 1966	Duodenum, Jejunum, Ileum
Ratte, virgin.	7,5— 6,2	Boyne et al. 1966	Duodenum, Jejunum, Ileum
Ratte, juv.	2,5	Permezel & Webling 1971	Duodenum
	1,9		Jejunum u. Midgut
	1,3		Ileum
	1,0		Colon
Peromyscus leucopus	5,5— 2,8	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
P. maniculatus	5,1— 2,5	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Carnivora:			
Katze	12 —15	Wood 1944	Jejunum, Ileum
Hund	23	Heidenhain 1888	nicht angegeben
Hund	7	Krogh 1959	nicht angegeben
Hund	8,5	Warren 1939	Duodenum, mittleres Jejunum, oberes, mittleres und unteres Ileum

Wie vermutet, ist der methodisch bedingte Unterschied zwischen den Ergebnissen in den vorderen Dünndarmabschnitten größer als in den hinteren. Bei den flachen Dickdarmzotten (die Barry nicht untersucht hat) wäre er wahrscheinlich noch geringer.

Dennoch steckt auch in der Berechnung der Zottenoberfläche als Oberfläche eines Rotationsparaboloids ein systematischer Fehler. Die dabei angenommene kreisförmige Grundfläche entspricht nicht der Wirklichkeit: in nahezu allen Fällen sind Längs- und Querdurchmesser der Zottenbasen ungleich. Das heißt, daß der Zottenform am ehesten die Hälfte eines sphärischen Ellipsoids entsprechen würde; bei der Berechnung seiner Oberfläche müßte der Ellipsenumfang allerdings im Näherungsverfahren geschätzt werden. Deshalb wurde die Zottengrundfläche näherungsweise als Kreis angenommen, dessen Durchmesser als Mittelwert aus Längs- und Querdurchmesser berechnet wurde. Der entstehende Fehler dürfte in den Fällen bedeutend sein, in denen die Zottenbasen beträchtlich von der Kreisform abweichen. Solche Zotten wurden nur in der kurzen Zone des Übergangs von Dickdarmzotten in die Rektumfalten gefunden; bei der hier verwendeten Präparationsmethode wurden sie nicht erfaßt.

Zur Berechnung der Mucosafläche pro Serosafläche ist die Kenntnis der Zottendichte notwendig. Deren Werte sind in starkem Maße von der Fixierungsmethode abhängig; hier besteht sicherlich die größte mögliche Fehlerquelle. Die Darmwand reagiert im lebensfrischen Zustand auf den Reiz der Fixierung mit Kontraktion; andererseits kann sie beim Einfüllen des Fixierungsmittels unter Druck überdehnt werden. Beim Fixieren ohne Druck wird also ein hoher Oberflächenvergrößerungsfaktor und eine relativ geringe Gesamtmucosafläche resultieren, bei Anwendung von starkem Druck werden die umgekehrten Fälle eintreten. Vergleichbar sind also nur die Ergebnisse von Autoren, die ähnliche Fixierungsmethoden angewendet haben. Barry füllte Fixierungsmittel „bis zum Anschein natürlicher Füllung" ein, andere Untersucher fixierten unter konstantem Druck (Warren 1939, Wood 1944, Fisher & Parsons 1950, Permezel & Webling 1971, Boyne et al. 1966) oder füllten pro cm Darmlänge eine bestimmte Menge Fixierungsmittel (0,15 ml bei Ratten, Clarke 1970) ein.

Darmparameter, Körpergröße und Energiebedarf

Der tägliche Energiebedarf von Weißzahnspitzmäusen ist wie der anderer Säuger von der Körpermasse W abhängig. Zwar sind Grundumsatzmessungen bei Spitzmäusen weder biologisch sinnvoll noch technisch durchführbar (Geraets 1972, Vogel 1976), jedoch gilt die Abhängigkeit von der Körpermasse ebenfalls für Spontan- oder Aktivumsatzraten. Vogel (1976) errechnete aus eigenen und Meßwerten anderer Autoren Regressionen für Umsatzrate und Körpermasse bei Soricinen und Crocidurinen: der stündliche Kalorienumsatz beträgt bei Rotzahnspitzmäusen 126 $W^{0,52}$, bei Weißzahnspitzmäusen 43,6 $W^{0,67}$. Der Energiebedarf der Weißzahnspitzmäuse ist danach erheblich niedriger als der der Rotzahnspitzmäuse; ob er auf einem höheren oder auf einem mit anderen Säugern vergleichbaren Niveau liegt, bedarf noch der Klärung. Die Meßergebnisse sind zum Teil widersprüchlich, so bei *Suncus etruscus* (Weibel et al. 1971, Geraets 1972, Fons & Sicart 1976, Nagel 1977, Geraets unpubl.) und bei *Suncus murinus* (Dryden et al. 1974, Balakrishnan et al. 1974, Balakrishnan 1977, Dryden & Anderson 1978).

Vergleicht man die Regressionen für solche Darmparameter, die mit dem Körpergewicht korreliert sind, miteinander, so zeigt sich, daß Volumen und Nettodarmvolumen nicht dem Körpergewicht, sondern der Umsatzrate, das heißt dem Energiebedarf, proportional sind. Von ihrer Raumkonstruktion her sind die Därme sowohl der großen als auch der kleinen Arten imstande, dem Energiebedarf des Gesamtorganismus Genüge zu tun. Dies allerdings unter der Voraussetzung jeweils gleicher Verweildauer der Nahrung im Darmtrakt. Dies ist nun bei den untersuchten Spitzmausarten nicht der Fall: bei der Etruskerspitzmaus ist die Durchgangszeit der Nahrung sogar extrem kurz (Geraets 1980).

Bei Ratten fanden Fischer & Parsons (1950), daß die Absorptionsrate der Dünndarmschleimhaut für Glucose der Mucosafläche proportional ist. Ob dies auch für andere Nahrungsabbauprodukte und bei anderen Säugetieren gilt, ist wegen der Seltenheit von Mucosaflächenbestimmungen nicht bekannt. Jedoch ist ein direkter oder indirekter Zusammenhang zwischen der Größe der Mucosafläche und der Resorptionsrate pro Zeiteinheit zu vermuten. Die Auskleidung des gesamten Darms mit Zotten, wie sie bei den hier untersuchten Spitzmäusen besteht, ist eine Ausnahme bei Säugetieren, die sonst nur bei Chiropteren (Schultz 1968) und Lagomorphen (Harder 1951) vorkommt. Vielleicht ermöglicht dies ihnen, ihre Nahrung trotz kurzer Verdauungszeit gut auszunutzen.

Die Mucosafläche vergrößert sich um so mehr, je dünner und länger die Zotten sind und je dichter sie gestellt sind. Begrenzt wird die Oberflächenvergrößerung aber dadurch, daß die einzelnen Parameter sich nicht beliebig und vor allem nicht unabhängig voneinander ändern können. Dem Zottendurchmesser sind, wie Sass (1939) zeigte, nach unten hin Grenzen gesetzt durch die ihn aufbauenden Elemente. Er berechnete den Mindestdurchmesser einer Hundezotte, bestehend aus zwei Darmepithelschichten, einem Chylusgefäß und zwei Blutkapillaren, mit 0,1 mm, wobei Muskelfasern nicht einmal einbezogen waren. Die Zottenhöhe wiederum kann nicht beliebig wachsen; je länger sie wird, um so mehr an versorgenden Gefäßen und Muskelfasern benötigt die Zotte, was nur mit einer Vergrößerung des Durchmessers zu erreichen ist. Bei proportionaler Vergrößerung aber wird das Verhältnis von Oberfläche zu Volumen ungünstiger. Die Zottendichte schließlich wird dadurch beschränkt, daß zwischen den ausgestreckten Zotten genügend Raum für den Chymus vorhanden sein muß.

Zottenlänge, -durchmesser und -dichte der vier untersuchten Weißzahnspitzmäuse liegen innerhalb der für andere Säugetiere einschließlich des Menschen festgestellten Grenzen (Mall 1887, Heidenhain 1888, Lineback 1933, Patzelt 1936, Verzar & Dougall 1936, Jakobshagen 1937, Jaquot et al. 1958, Hladik 1967). Das gleiche gilt für den Faktor der Oberflächenvergrößerung, zu dem Vergleichswerte in der Tabelle 9 zusammengestellt sind. In der Tabelle fehlt Mall (1887); er hat nicht, wie Warren (1939) und nach ihm andere Autoren angeben, die Mucosaoberfläche, sondern die Kapillaroberfläche der Dünndarmzotten des Hundes bestimmt. Sieht man von dem Faktor 23, den Heidenhain (1888) für den Hund angegeben hat und der sicher falsch ist, ab, so liegen die Oberflächenvergrößerungsfaktoren der drei größeren Weißzahnspitzmäuse im mittleren Bereich, der Oberflächenvergrößerungsfaktor

13,7 im cranialen Darmabschnitt der Etruskerspitzmaus an der oberen Grenze. Die Sonderstellung der Etruskerspitzmaus, die sich bezüglich der Zottenlänge in den ersten Darmabschnitten und, dadurch bedingt, für den Faktor der Oberflächenvergrößerung gezeigt hat, ist sicher geeignet, trotz der durch die geringe absolute Darmlänge bestimmten, extrem kurzen Verdauungszeit einen hohen Ausnutzungsgrad der Nahrung zu gewährleisten.

Unter den Untersuchungsobjekten von Barry (1976) befinden sich bei den Rodentiern zwei Artenpaare aus denselben Gattungen: *Microtus pennsylvaticus* und *Microtus ochrogaster*, *Peromyscus leucopus* und *Peromyscus maniculatus*. Dabei hat jeweils die kleinere Art (*Microtus ochrogaster*, *Peromyscus leucopus*), verglichen mit der größeren Art der gleichen Gattung, den größeren Oberflächenvergrößerungsfaktor. Dieser Befund könnte die Hypothese stützen, innerhalb eines engen Verwandtschaftskreises könne bei abnehmender Körpergröße durch Vergrößerung der relativen Mucosafläche die Leistungsfähigkeit des Darms erhöht und dadurch das gesteigerte relative Energiebedürfnis gesichert werden.

Danksagung

Ohne Hilfe und Unterstützung wäre die Durchführung dieser Arbeit nicht möglich gewesen. Die Moschusspitzmäuse verdanke ich der Freundlichkeit von Prof. G. L. Dryden, Slippery Rock State College, der mir sechs Tiere aus seiner langjährigen Zuchtkolonie schickte. Herr Prof. P. Vogel, Lausanne, stellte mir vier lebende und drei fixierte Etruskerspitzmäuse aus seiner Zucht zur Verfügung. Beiden danke ich sehr herzlich für diese Hilfe. Herr Professor Dr. J. Niethammer regte die Untersuchung des Themas an; ich danke ihm für seine stete Unterstützung und vor allem für seine Ermutigung im Verlauf der Arbeit. Mein Dank gilt auch dem Rat und der Anteilnahme von Dr. R. Hutterer vom Museum Alexander Koenig, Bonn.

Zusammenfassung

1. An vier Arten von Weißzahnspitzmäusen (Mammalia: Soricidae, Crocidurinae) (*Crodidura russula*, *C. suaveolens*, *Suncus murinus*, *S. etruscus*) mit Körpermassen von 2—46 Gramm wurden morphologische Parameter des Verdauungstrakts untersucht: Darmlänge, -durchmesser und -wanddicke, Form und Maße der Darmzotten. Bestimmt wurden Darmvolumen, Nettodarmvolumen, Serosa- und Mucosafläche, wobei zur Berechnung von Oberfläche und Volumen der Zotten das Modell eines Rotationsparaboloids zugrundegelegt wurde. Reproduzierbare Präparationsmethoden zur Darmlängenmessung und Techniken der Oberflächenbestimmung der Darmmucosa wurden erprobt und diskutiert.

2. Die Darmlänge beträgt bei den *Suncus*-Arten ungefähr das doppelte, bei den *Crocidura*-Arten etwa das zweieinhalbfache der Körperlänge. Das Verhältnis Darmlänge : Körpermasse nimmt bei steigender Körpergröße ab. Der Faktor der Oberflächenvergrößerung der Darmmucosa gegenüber der Serosafläche ist bei *Suncus etruscus* höher als bei den anderen Arten, für die sich keine Beziehung dieses Faktors zur Körpermasse feststellen läßt. Darmlänge, -durchmesser und -wanddicke, Serosa- und Mucosafläche, Darmvolumen und Darmnettovolumen sind mit der Körpermasse korreliert. Für Längen-, Flächen- und Volumenmaße berechnete Regressionen zeigen, daß die Darmvolumina der Umsatzrate proportional sind.

Literatur

Balakrishnan, M. (1977): Feeding behaviour, food motivation and food utilization of the Indian Musk Shrew, *Suncus murinus viridescens* (Blyth). — In: S. Subrahmanyam (Ed.): Neurohumoral Correlates of Behaviour, Thomson Press, Faridabad, 175—185.

Balakrishnan, M., K. M. Alexander & G. N. A. Nair (1972): A report on the physiology of the musk shrew, *Suncus murinus viridescens.* — Proc. XVII Ann. Conf. Ass. Phys. Pharmacol. India (Trivandrum), p. 65.

Balakrishnan, M., G. N. A. Nair & K. M. Alexander (1974): A study on some aspects of the physiology of the Indian musk shrew, *Suncus murinus viridescens* (Blyth). — J. Anim. Morphol. Physiol. 21: 98—106.

Barry, R. E., Jr. (1976): Mucosal surface area and villous morphology of the small intestine of small mammals: functional interpretations. — J. Mammal. 57: 273—290.

Boyne, R., B. F. Fell & I. Robb (1966): The surface area of the intestinal mucosa in lactating rat. — J. Physiol. 183: 570—575.

Buckner, C. H. (1964): Metabolism, food capacity, and feeding behaviour in four species of shrews. — Canadian J. Zool. 42: 259—279.

Clarke, R. M. (1970): Mucosal architecture and epithelial cell production rate in the small intestine of the albino rat. — J. Anat. 107: 519—529.

Cuvier, G. (1805): Leçons d'Anatomie Comparée. — Crochard, Paris.

Dryden, G. L., M. Gebczynski & E. L. Douglas (1974): Oxygen consumption by nursling and adult musk shrews. — Acta Theriol. 19: 453—461.

Dryden, G. L. & R. R. Anderson (1978): Milk composition and its relation to growth rate in the musk shrew, *Suncus murinus.* — Comp. Biochem. Physiol. 60A: 213—216.

Eisentraut, M. (1957): Der Wärmehaushalt der Tiere. — Universitas 12, 281—287.

Fisher, R. B. & D. S. Parsons (1950): The gradient of mucosal surface area in the small intestine of the rat. — J. Anat. 84: 272—282.

Fons, R. & R. Sicart (1976): Contribution à la connaissance du métabolisme énergique chez deux Crocidurinae: *Suncus etruscus* (Savi, 1822) et *Crocidura russula* (Hermann, 1780) (Insectivora, Soricidae). — Mammalia 40: 299—311.

Frey, H. & P. Vogel (1979): Etude de la torpeur chez *Suncus etruscus* (Savi, 1822) (Soricidae, Insectivora) en captivité. — Rev. suisse Zool. 86: 23—26.

Gebczynska, Z. & M. Gebczynski (1971): Length and weight of the alimentary tract of the root vole. — Acta Theriol. 61: 359—369.

Geraets, A. (1972): Aktivitätsmuster und Nahrungsbedarf bei *Suncus etruscus.* — Bonn. zool. Beitr. 23, 181—196.

Geraets, A. (1980): Untersuchungen über Bau und Leistung des Verdauungstrakts von Weißzahnspitzmäusen (Mammalia: Soricidae, Crocidurinae) unterschiedlicher Körpergröße. — Inaug.-Diss. Univ. Bonn.

Geraets, A. (1982): Magendrüsenlänge und -dichte bei *Crocidura russula* und *Suncus etruscus* (Mammalia: Soricidae). — Z. Säugetierk. 47: 113—115.

Harder, W. (1951): Studien am Darm von Wild- und Haustieren. — Z. Anat. u. Entwicklungsgesch. 116: 27—51.

Hawkins, A. E., P. A. Jewell & G. Tomlinson (1960): The metabolism of some British shrews. — Proc. Zool. Soc. Lond. 135: 99—103.

Hawkins, A. E. & P. A. Jewell (1962): Food consumption and energy requirements of captive British shrews and the mole. — Proc. Zool. Soc. Lond. 138: 137—155.

Heidenhain, R. (1888): Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarm-Schleimhaut. — Pflügers Arch. f. d. Ges. Physiol. 43 (Suppl.): 1—103.

Hladik, C. M. (1967): Surface relative du tractus digestif de quelques Primates. Morphologie des villosités intestinales et corrélations avec le régime alimentaire. — Mammalia 31: 120—147.

Hunkeler, C. & P. Hunkeler (1970): Besoins énergétiques de quelques Crocidures (Insectivores) de Côte d'Ivoire. — La Terre et la Vie 24: 449—456.

Jakobshagen, E. (1937): Mittel- und Enddarm. Rumpfdarm. — In: Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch (Hrsg.): Hdb. d. vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. III, Berlin u. Wien.

Krause, W. (1879): Specielle und macroscopische Anatomie in C. F. D. Krause's Handbuch der menschlichen Anatomie. — Bd. 2/3: 439—475.

Krogh, A. (1959): The Anatomie and Physiology of the Capillaries. — New York.

Magnan, A. (1912): La surface de l'intestin chez les Mammifères. — C. R. Acad. Sci. 154: 301—302.

Mall, J. P. (1887): Die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes. — Abh. d. math.-phys. Classe d. Königl. Sächsischen Ges. d. Wiss. 14: 153—189.

Mangold, E. (1951): Darmlänge, Durchgangszeit und Durchgangsgeschwindigkeit. — Sitz. Ber. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin, Kl. med. Wiss. 1950—1951.

Myrcha, A. (1964): Variations in the length and weight of the alimentary tract of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). — Acta Theriol. 9: 139—148.

Nagel, A. (1977): Torpor in the European white-toothed shrews. — Experientia 33: 1455—1456.

Patzelt, V. (1936): Der Darm. — In: Möllendorf, W. v. (Hrsg.): Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. V/3: 1—448. Berlin.

Permezel, N. C. & D. D. A. Webling (1971): The length and mucosal surface area of the small and large gut in young rats. — J. Anat. 108: 295—296.

Pernetta, J. (1976): Bioenergetics of British shrews in grassland. — Acta Theoriol. 21: 481—497.

Sass, G. (1939): Über die Bedeutung der Zottengröße in den Maßverhältnissen des Dünndarms. — Anat. Anz. 46, Erg. H.: 410—415.

Schultz, W. (1965): Studien über den Magen-Darm-Kanal der Chiropteren. Ein Beitrag zum Problem der Homologisierung von Abschnitten des Säugetierdarms. — Z. Wiss. Zool. 171: 239—391.

Verzar, F. & E. J. McDougall (1936): Absorption from the intestine. — Longmans, Green & Co., London.

Vogel, P. (1976): Energy consumption of European and African shrews. — Acta Theriol. 21: 195—206.

Warren, R. (1939): Serosal and mucosal dimensions at different levels of the dog's small intestine. — Anat. Rec. 75: 427—437.

Weibel, E. R., P. H. Burri & H. Claassen (1971): The gas exchange apparatus of the smallest mammal: *Suncus etruscus*. — Experientia 27: 724.

Wood, H. O. (1944): The surface area of the intestinal mucosa in the rat and in the cat. — J. Anat. 78: 103—105.

Dr. Adelheid Langenbeck, Via Arcivescovado 12A, I-07100 Sassari, Italia.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 307—314	Bonn, Juni 1996

Zum taxonomischen Status der Großkopf-Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens niethammeri* Bühler, 1963), aus Spanien nebst Festlegung und Beschreibung eines Neotypus

Paul Bühler

Abstract. The taxonomic status of the Spanish *Neomys fodiens niethammeri* is discussed with the result that the population of water shrews in the Cantabric Mountains represents a highly differenciated subspecies of *Neomys fodiens.* As the holotype of the taxon has been lost it is substituted by a neotype on the base of article 75 of the Rules of Zoological Nomenclature (ICZN 1985).

Key words. *fodiens,* Insectivora, Mammalia, *Neomys*, neotype, *niethammeri*, Soricidae, Spain.

Einleitung

Im 19. Jahrhundert wurden die wissenschaftlichen Namen der Tierarten und -unterarten durch Definitionen oder Diagnosen mit den zugehörigen Populationen verknüpft. Das Verfahren führte häufig zu Verwirrungen, weil die Definitionen entsprechend dem Fortschritt der Forschung geändert wurden. Deshalb wurde 1907 in Boston zur Stabilisierung der Zoologischen Nomenklatur das Typus-Verfahren eingeführt, durch das der Name einer neu entdeckten Art oder Unterart in objektiver Weise durch Koppelung an ein einzelnes vorliegendes Typus-Exemplar festgelegt wird (Richter 1948). Daß sich der neue Benennungsmodus bewährt hat, läßt sich daran erkennen, daß die Botaniker ihn 1930 von den Zoologen übernahmen. Die Bindung eines Namens an sein Typusexemplar sollte in jedem Einzelfall endgültig sein; jedoch mußte 1961 in London eine ergänzende Regel eingeführt werden, nach der, wenn ein Typus-Exemplar zerstört oder verschollen ist, ein Ersatz-Typus-Exemplar als sogenannter „Neotypus" festgelegt werden kann. Dazu müssen relativ strenge Bestimmungen der Internationalen Regeln (ICZN 1985) erfüllt sein.

Im Jahre 1963 hatte der Autor anhand von Schädelresten aus Gewöllen von *Tyto alba*, die Jochen Niethammer im Kantabrischen Gebirge in Spanien gesammelt hatte, eine neue Wasserspitzmaus-Form als *Neomys fodiens niethammeri* beschrieben (Bühler 1963 a). Dabei überraschte, daß so weit westlich überhaupt Wasserspitzmäuse vorkamen — auf der Verbreitungskarte in van den Brink (1957) war die Iberische Halbinsel noch weiß — und daß die Population jenseits der Pyrenäen deutlich größere Schädelmaße aufwies als alle anderen Wasserspitzmäuse des riesigen Verbreitungsgebietes vom Pazifik bis zu den Pyrenäen (Miller 1912, Stroganow 1957, Ellerman & Morrison-Scott 1966, Judin 1971, Gureev 1979, Spitzenberger 1990).

Zwischenzeitlich ist das Typus-Exemplar von *niethammeri* leider verschollen (J. Niethammer an R. Hutterer, persönl. Mitt.). Da in den letzten 25 Jahren in Spanien weitere *Neomys*-Vorkommen entdeckt wurden, so daß auf der Iberischen Halbinsel drei bis fünf verschiedene *Neomys*-Populationen bekannt sind (Cabrera 1914, Niethammer 1956, 1964, Bühler 1963a, Heim de Balsac & de Beaufort 1969, Vericad 1970, Sans-Coma 1975, Nores et al. 1982, López-Fuster et al. 1990), und außerdem in einer jüngeren spanischen Publikation (Nores et al. 1982) vermutet wurde, daß *niethammeri* gar kein reales Taxon darstelle, ist es im Interesse der Stabilität der Nomenklatur geboten, die systematischen Verhältnisse innerhalb des *fodiens-niethammeri*-Komplexes aufzuzeigen und für die nordspanische *niethammeri*-Population einen Neotypus festzulegen. Da ich mich eingehend mit der Gattung *Neomys* beschäftigt habe (Bühler 1963a, b, c, 1964a, b, 1972, 1984, Rempe & Bühler 1969) und 1969—1970 am Typus-Ort drei Balg-Schädel-Exemplare erbeuten konnte, die eindeutig zur Population *niethammeri* gehören (alle älteren Nachweise sind Skelettreste aus Gewöllen) schlug Herr Hutterer, Bonn, mir vor, eines der Stücke als Neotypus für *niethammeri* festzulegen.

Persönlich empfinde ich Traurigkeit bei der Beschäftigung mit diesem Taxon, denn sowohl die Erstbeschreibung als auch diese Bearbeitung sind Jochen Niethammer gewidmet, dem ich mich seit über 33 Jahren verbunden fühle und den ein bitteres Schicksal daran hindert, an der wissenschaftlichen Arbeit teilzuhaben.

Welchen systematischen Status hat das Taxon *niethammeri*?

Obwohl für die damalige Neubeschreibung nur die Reste von 27 Schädeln vorlagen, reichten sie aus, um eindeutige Unterschiede gegenüber der Nominatunterart von *Neomys fodiens* (Typusort: Berlin) nachzuweisen: (1) Der Unterkiefer ist länger. (2) Die distale Hälfte des Processus coronoideus ist relativ breit und schaufelförmig, während sie bei *Neomys f. fodiens* und *Neomys anomalus* über einen Abschnitt zur Spitze hin gleichbreit bleibt oder sich gar kontinuierlich verschmälert. (3) Bei *Neomys f. fodiens* ist der dritte einspitzige Zahn im Oberkiefer deutlich größer als der vierte (Blasius 1857, Bühler 1964, Abb. 8d; Judin 1971, Abb. 57a), aber an den kantabrischen Oberkiefern ist der Unterschied viel auffälliger: Nicht nur erscheint der dritte einspitzige Zahn in der Ventralsicht etwa dreimal so großflächig wie der vierte; im lateralen Bereich ragt der dritte Einspitzige am vierten vorbei nach hinten, fast bis zum ersten Backenzahn, so daß in der Seitenansicht der vierte verdeckt ist und es aussieht, als seien nur drei einspitzige Zähne ausgebildet. (4) Noch deutlicher unterscheiden sich die kantabrischen Wasserspitzmäuse durch die Höhe des Coronoidfortsatzes: Der Vergleich einer mitteleuropäischen Serie ($n = 77$) mit den bisher vom Typusort stammenden Exemplaren ergab keinerlei Überlappung zwischen den beiden Stichproben. Um die Verschiedenheit objektiv abschätzen zu können, bietet es sich an, die Differenz zwischen den beiden Mittelwerten $d = \overline{x}_B — \overline{x}_A$ in Relation zur Standardabweichung s der Stichproben zu setzen (Bühler 1964, 78—79; A entspricht der Population mit dem kleineren Mittelwert, s den gemittelten Standardabweichungen der beiden Stichproben $s = s_A + s_B / 2$). Das sich dabei ergebende objektive Maß für die Verschiedenheit ist der Differenzwert $D = d/s$, der sich aus den Standardabweichungen und Mittelwerten der untersuchten Exemplare errechnen läßt: $D = 2 (\overline{x}_B — \overline{x}_A) / s_A + s_B$. Die Werte für *Neomys f. fodiens* sind $\overline{x}_A = 4{,}90$ mm; $s_A = 0.179$ mm und für die Typusserie $\overline{x}_B = 5.77$ mm; $s_B = 0.158$ mm. Der errechnete Differenzwert beträgt $D = 5.2$. Die Bedeutung eines D-Wertes läßt sich

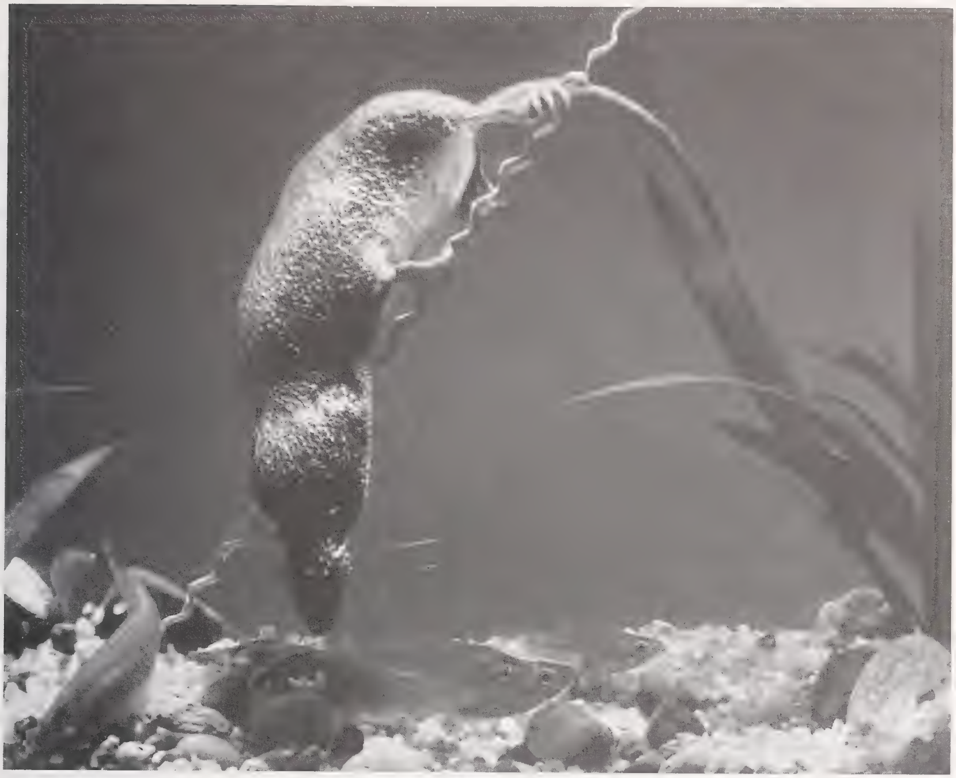


Abb. 1: *Neomys fodiens niethammeri* (Neotypus-Exemplar) beim Tauchen. Das Haarkleid ist mit Luft durchsetzt und unbenetzt. Am Schwanz ist noch kein ventraler Haarkiel ausgebildet. Die Größe des Kopfes ist auffällig. Foto: Paul Bühler.

anhand von zwei Normalverteilungskurven gleicher Form veranschaulichen: D = 0 bedeutet, daß die beiden Kurven identische Positionen haben, die beiden Stichproben sind gleich, und die gegenseitige Überlappung beträgt 50 %. D = 2 entspricht einer Überlappung von 15 % zwischen den Kurven bzw. zwischen den Stichproben; D = 3.5 entspricht einer Überlappung von 4 % (Mayr et al. 1953, Tab. 12). Über das hohe Ausmaß der Verschiedenheit der kantabrischen Wasserspitzmäuse gegenüber den mitteleuropäischen bei einem Differenzwert von D = 5.2 kann also kein Zweifel bestehen. Dem entspricht, daß ein t-Test (Signifikanztest nach Student) eine extrem hohe Signifikanz mit einer Wahrscheinlichkeit von mehr als 99.9 % für die Realität des festgestellten Unterschiedes ergibt (Bühler 1963a).

Für eine Tierpopulation, die sich durch Besonderheiten ihrer Merkmale von ihren Verwandten unterscheidet, stellt sich als nächstes die Frage nach der taxonomischen Einordnung. (1) Handelt es sich um phänotypisch abweichende Individuen innerhalb einer lokalen Population — also um infrasubspezifische Formen, für die die Nomenklaturregeln (ICZN 1985) keine Namen vorsieht? (2) Entspricht die phänotypische Abweichung einer klinalen Variation oder einer sonstigen mehr oder weniger regellosen geographischen Variation, die eine subspezifische Gliederung nicht sinnvoll erscheinen läßt (Mayr 1975, Nores et al. 1982)? (3) Handelt es sich um eine Population, die von anderen (parapatrischen) Populationen abweicht, mit denen sie aber im Gen-Austausch steht — also um eine Unterart? (4) Oder handelt es sich um eine Population, die genetisch isoliert ist — eine eigene Art?

Obwohl sich aus phänotypischen Merkmalen alleine keine absolut sicheren Aussagen über den Status einer Population als Art oder Unterart ableiten lassen, ist die Phänologie immer noch die wichtigste Informationsbasis für die Klärung taxonomischer Fragen. Als erstes bietet sich deshalb an, den auffallenden Unterschied bezüglich der Coronoidhöhe zwischen der mitteleuropäischen und der kantabrischen Stichprobe mit dem Unterschied zwischen zwei Arten aus der Verwandtschaft zu vergleichen. Bei dem sympatrischen Vorkommen der mitteleuropäischen Wasserspitzmaus *Neomys fodiens*, ssp. *fodiens*) und der mitteleuropäischen Sumpfspitzmaus (*Neomys anomalus*, ssp. *milleri*) ergibt die Verrechnung zweier Stichproben (n_A = 45, $\bar{x}_A$ = 4.18 mm, s_A = 0.11 aus Bühler 1964; n_B = 77, $\bar{x}_B$ = 4.9 mm, s_B = 0.179 aus Bühler 1963a) einen Differenzwert von D = 5.0. Das bedeutet, daß der kantabrisch-mitteleuropäische Differenzwert von D = 5.2 größer ist als der zweier gesicherter Arten. Das läßt es als naheliegend erscheinen, daß die kantabrischen Wasserspitzmäuse eine eigene Art repräsentieren. Auch der erwähnte Unterschied zwischen der Einheitlichkeit im Hauptverbreitungsgebiet vom Pazifik bis zu den Pyrenäen im Gegensatz zu den kantabrischen Exemplaren kann entsprechend interpretiert werden (Bühler 1963a).

Ein weiterer Hinweis für *niethammeri* als eigene Art ergibt sich aus neueren zoogeographischen Befunden (Nores et al. 1982, López-Fuster et al. 1990): Im Norden Spaniens lassen sich zwischenzeitlich drei *Neomys fodiens*-Populationen unterscheiden. 1. Ein östliches Vorkommen im Bereich der Zentralpyrenäen, das die Autoren zu *Neomys f. fodiens* stellen. 2. Ein mittleres Vorkommen im Bereich des kantabrischen Gebirges westwärts bis Mittelasturien entspricht *niethammeri*. 3. Ein westliches Vorkommen schließlich, in West-Asturien und Ost-Galizien, steht morphologisch wieder *Neomys f. fodiens* näher. Besonders interessant dabei ist, daß möglicherweise die westliche Population sich mit der mittleren im Gebiet von Oviedo überlappt. Wenn das zuträfe, kämen in Asturien zwei genetisch isolierte Populationen nebeneinander vor. Deshalb halten López-Fuster et al. (1990) und Hutterer (1993) es für möglich, daß *niethammeri* eine eigene Art ist. Leider sind die Details der Sympatrieverhältnisse von Nores et al. (1982) nicht klar beschrieben.

Im Bereich der baskischen Pyrenäen, also an ihrem östlichen Ende, scheint die Population *niethammeri* klinal in *fodiens fodiens* überzugehen (Bühler, unpublizierte Meßdaten aus dem französischen Teil der West-Pyrenäen). Das spricht dafür, daß zumindest im Osten ein Gen-Austausch zwischen *fodiens* und *niethammeri* stattfin-

Tabelle: Coronoidhöhen-Mittelwerte von West nach Ost angeordnet (in mm; ergänzt mit Werten aus Nores et al. 1982 und López-Fuster et al. 1990).

NW-Spanien	Typusort	Navarra	Zentral-Pyrenäen	Mitteleuropa
5.4	5.8	5.4	5.1	4.9

det. Im folgenden tabellarisch-geographischen Vergleich ist die anstehende Problematik zusammengefaßt.

Die diskutierten Fakten zeigen, daß weitere Untersuchungen zur Verbreitung und ökologischen Einnischung der drei nordspanischen Populationen notwendig sind. Gegenwärtig ist die Einstufung der Form *niethammeri* als eine stark differenzierte Unterart die wahrscheinlichste der möglichen Alternativen.

Voraussetzungen für die Festlegung eines Neotypus

Da es für die Festlegung eines Neotypus strengere Bedingungen gibt als für die Festlegung des Holotypus, wird im folgenden in geraffter Form auf sie eingegangen (Article 75 in ICZN 1985): (1) Die geforderte „revidierende Arbeit" entspricht in diesem Beitrag dem Kapitel 2, (2) der Bezug zur „Stabilität der Nomenklatur" findet sich in der Einleitung. (3) Aus Kapitel 2 geht hervor, daß der Neotypus „nicht um seiner selbst willen" und (4) auch nicht im „Zuge museumstechnischer Routine" festgelegt wird. (5) Die Zitate in nachfolgender Klammer zeigen, daß der Name für den Neotypus „im allgemeinen Gebrauch" ist (Niethammer 1964, Heim de Balsac & de Beaufort 1969, Vericad 1970, Bühler 1972, Nores et al. 1982, Pemán 1983, Spitzenberger 1990, López-Fuster et al. 1990 und Hutterer 1993). (6) Angaben über „unterscheidende Besonderheiten des Taxon" finden sich im Kapitel 2 und im Abschnitt „Diagnose". (7) Angaben, Meßdaten etc., die sicherstellen, daß das festgelegte Stück wiedererkannt werden kann, finden sich im Abschnitt „Neotypus". (8) Die geforderte Bemühung, das verlorene Typus-Exemplar wiederzufinden, bestand im Durchsuchen der Sammlung J. Niethammers in Bonn durch Herrn Hutterer (als Verwalter dieser Sammlung) und meiner Sammlung in Gschwend-Brandhof. Zusätzlich habe ich 85 Briefe, Postkarten und Briefkopien aus den Jahren 1962 bis 1988 gesichtet, die Bezug zu J. Niethammer und dem Typus-Material haben. Hier der Extrakt: J. Niethammer (10. 6. 1963) schickt mir zum zweiten Mal das spanische Material zu und vermerkt, daß die Stücke aus zerfallenen Gewöllen stammen; die ebenfalls gefundenen unversehrten Gewölle, die wahrscheinlich weiteres und besser erhaltenes *Neomys*-Material enthalten haben, waren an H. Richter in Dresden geschickt worden und sind unterwegs verlorengegangen. PB (19. 6. 1963) sendet Typus-Serie und Manuskript der Neubeschreibung nach Bonn und bittet darum, später das Typus-Exemplar (Unterkieferhälfte Nr. 8) und eine weitere Unterkieferhälfte für seine Sammlung zu bekommen. JN (14. 8. 1963) dazu: „Wegen der *Neomys*-Mandibeln bitte ich noch kurze Zeit um Geduld". JN (6. 5. 1970) nach mehrjährigem Aufenthalt in Afghanistan: „Ich muß Ihnen . . . auch endlich die Gewöllschädel heraussuchen" — die von mir erbetenen Unterkieferhälften. JN (4. 10. 1970) handschriftlich am Briefrand): „Eben fand ich . . . die beiden Typen-Mandibeln" — also die Nr. 8 und die zweite Unterkieferhälfte. In insgesamt 35 weiteren Briefen zwischen JN und PB aus der Zeit vom 12. 11. 1970 bis zum 6. 5. 1988 finden sich keine weiteren Hinweise auf das gesuchte Typus-Exemplar. Die jüngste Angabe stammt also vom 4. 10. 1970. Damals befand sich der Typus in Bonn. In dem Jahrzehnt vor seinem Unfall haben J. Niethammer und ich uns regelmäßig auf Tagungen getroffen, und er hat mir berichtet, daß er die kantabrischen Gewöll-Reste nicht habe. Damit muß die linke Unterkieferhälfte (Nr. 8) aus Ramales de la Victoria, die er 1963 gesammelt und die ich als Holotypus von *niethammeri* festgelegt hatte, als verschollen gelten. (9) Die nachzuweisende Übereinstimmung des Neotypus mit dem alten Typusmaterial ergibt sich aus der Gleichheit der Schädelmerkmale der Erstbeschreibung mit denen der drei neuen Exemplare. (10) Der alte Holotypus bestand nur aus einer Mandibelhälfte, während der Neotypus aus Schädel, Balg und Postkranialskelett besteht; diese Abweichungen sind aber nach den Regeln erwünscht, weil durch sie der Neotypus mehr diagnostische Merkmale aufweist als der verschollene Holotypus. (11) Die Forderung, daß das neue Exemplar möglichst nahe beim alten Typusort gesammelt werden soll, ist erfüllt, weil die beiden Fundorte (Ramales de la Victoria) identisch sind. (12) Entsprechend den Regeln habe ich eine Institution für die Verwahrung des Neotypus vorgesehen — das Zoologische Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn; dort befindet sich auch J. Niethammers Sammlung.

Festlegung und Neubeschreibung

Neomys fodiens niethammeri Bühler, 1963

Neotypus: Exemplar Nr. 134 der Sammlung P. Bühler und Nr. ZFMK 94.525 des Museum A. Koenig, Bonn; am 19. 9. 1970 erbeutet und bis zum 28. 12. 1970 lebend gehalten (Abb. 1). Vier Teile: Kompletter **Oberschädel** (Condylobasallänge: 22.75 mm; Condyloincisivlänge: 23.6 mm; Postglenoidbreite: 7.1 mm). **Unterkiefer** (Coronoidhöhe, links: 6.0 mm und rechts: 6.0 mm; Breite des Coronoidfortsatz-Halses, links: 1,74 mm und rechts: 1.75 mm). **Postkranialskelett** (Wirbelsäule, Schultergürtel, Brustkorb, Beckengürtel, die beiden Femur-Knochen und die proximalen Teile der Humerus-Knochen im Verband — die distalen Skelett-Teile der Extremitäten stecken im Balg). **Balg:** Haarkleid im Wechsel (vorne kurzhaarig — hinten langhaarig; an der Bauchdecke fehlen Haare auf 2/3 cm^2 wegen postmortaler Ablösung). Schwanz mit ventralem Haarkiel. Auf Etikett: Kopf-Rumpflänge: 84 mm; Schwanzlänge: 49 mm; Ohrlänge: 8.5 mm; Hinterfuß: 16 mm; Masse: 17 g.

Diagnose: (1) *Neomys fodiens niethammeri* unterscheidet sich von *Neomys f. fodiens* (Typusort: Berlin) und von *Neomys anomalus* durch größere Coronoidhöhe des Unterkiefers ($>$5.35 mm); (2) durch breite, schaufelförmige Spitze des Coronoidfortsatzes; (3) durch Ausdehnung des dritten einspitzigen Zahns des Oberkiefers fast bis zum ersten Backenzahn, so daß der vierte einspitzige Zahn lingualwärts abgedrängt und von lateral nicht sichtbar ist.

Typusort: Ramales de la Victoria, 30 km südlich von Laredo zwischen Bilbao und Santander in Nordspanien.

Typusbiotop: Uferzonen und kleine Insel des Flüßchens Rio Iseña im Bereich der ersten 100 m unterhalb der sehr kräftig schüttenden Karstquelle; Wasserstand sehr stark schwankend (z. T. um mehr als 1 m), keine feste Uferlinie; Uferzone an Stellen mit anstehendem Kalkgestein vegetationsfrei, vorwiegend aber als undurchdringliche Gestrüppwand ausgebildet (*Prunus spinosa*, *Crataegus*, *Alnus*, *Rubus*, *Rosa*, *Smilax*). Begleit-Vogelarten: *Alcedo atthis*, *Motacilla alba* und *cinera*, *Cinclus cinclus*, *Erithacus rubecula*; im kalten kalkhaltigen Quellwasser der Prosobranchier *Theodoxus* cf. *fluviatilis* (Neritidae), am Fallenköder häufig ein Riesenopilionide *Gyas* cf. *titanus*.

Typusserie: Zur Erfassung des Taxons dienten neben dem Neotypus und den Daten der Gewöllreste von 1963 (27 defekte Oberschädel, 9 ganze linke Mandibelhälften, 1 defekte linke und 5 ganze rechte) die Nr. 121 (21. 9. 1969) und Nr. 122 (22. 9. 1969) der Sammlung P. Bühler.

Verbreitung: Der Bereich der regenreichen Nordflanke des kalkreichen Kantabrischen Gebirges — von San Sebastian bis Oviedo — in Nordspanien (López-Fuster et al. 1990).

Beschreibung: Das Haarkleid weist Kontrast zwischen dunkel-schiefergrauer Oberseite und weißlicher Unterseite auf wie bei der Mehrzahl von *Neomys f. fodiens* und *Neomys anomalus*; das Jugendkleid ist weniger kontrastreich, kurzhaariger und bräunlicher. Der ventrale Schwimmborstenkiel des Schwanzes fehlte bei allen drei Tieren, als sie gefangen wurden; beim lebend gehaltenen Exemplar (Neotypus; Abb. 1) bildete sich aber während eines herbstlichen Haarwechsels ein Borstenkiel aus.

Schwimmborsten sind an den Vorder- und Hinterfüßen ausgebildet, aber kürzer als bei *Neomys f. fodiens.* Trotzdem erwies sich das Gefangenschaftstier als gewandter Taucher (Abb. 1), das sogar Fische bis zur Größe des eigenen Körpergewichts bewältigte. Die Körpermaße sind im Gegensatz zu den Schädelmaßen nicht auffallend groß: Kopfrumpflänge: 75, 76, 84 mm; Schwanzlänge: 49, 52, 56 mm; Hinterfußlänge: 14.4, 16.0, 16.5 mm; Körpermasse: 10, 14, 17 g. Besonderheiten des Schädels sind in der Diagnose und in Kapitel 2 dargestellt.

Zusammenfassung

Da die Systematik der nordspanischen Großkopf-Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens niethammeri*) in der Literatur widersprüchlich dargestellt wurde, wird der taxonomische Status von *niethammeri* neu diskutiert: Die kantabrische Population ist weiterhin als stark differenzierte Unterart aufzufassen. Da der Holotypus des Taxon zwischenzeitlich verschollen ist, wurde entsprechend dem Artikel 75 der Internationalen Nomenklaturregeln (ICZN 1985) ein Neotypus (ZFMK 94.525) festgelegt.

Literatur

Blasius, J. H. (1857): Naturgeschichte der Säugethiere (Mitteleuropa). — Vieweg, Braunschweig.

Brink, F. H. van den (1957): Die Säugetiere Europas. — Parey, Hamburg.

Bühler, P. (1963a): *Neomys fodiens niethammeri* ssp. n., eine neue Wasserspitzmausform aus N-Spanien. — Bonn. zool. Beitr. 14: 165—170.

Bühler, P. (1963b): Zur Anwendung der Diskriminanzanalyse als Hilfsmethode der modernen Taxonomie. — 37. Tag. Dtsch. Ges, f. Säugetierkunde, Frankfurt/Main (Vortrag).

Bühler, P. (1963c): Bestimmungsschlüssel für Spitzmausschädel bis zur Gattung. — Lupe 4/5: 26—31.

Bühler, P. (1964a): Zur Gattungs- und Artbestimmung von *Neomys*-Schädeln — Gleichzeitig eine Einführung in die Methodik der optimalen Trennung zweier systematischer Einheiten mit Hilfe mehrerer Merkmale. — Z. Säugetierk. 29: 65—93.

Bühler, P. (1964b): Zur Verbreitung und Ökologie der Sumpfspitzmaus (*Neomys anomalus milleri* Mottaz) in Württemberg. — Veröff. Landesstelle f. Naturschutz u. Landschaftspflege Baden-Württemberg 32: 64—70.

Bühler, P. (1972): Die Großkopf-Wasserspitzmaus *Neomys fodiens niethammeri* (mit Unterwasseraufnahmen). — Aquarienmagazin 1972: 146—147.

Bühler, P. (1984): Zur Ökologie der Iberischen Wasserspitzmaus *Neomys fodiens niethammeri.* — Symp. Semiaquatische Säugetiere u. ihre Lebensräume. Osnabrück (Vortrag).

Cabrera, A. (1914): Fauna Ibérica. Mamiferos. — Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid. [nach López-Fuster et al. 1990].

Ellerman, J. R. & T. C. S. Morrison-Scott (1966): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. — Trustees of Brit. Museum (Nat. Hist.), London.

Gureev, A. A. (1979): Fauna der UdSSR. — Verlag Nauka, Leningrad [russ.].

Heim de Balsac, H. & F. de Beaufort (1969): Contribution à l'étude des micromammifères du Nord-Ouest de l'Espagne (Santander, Asturies, Galice, León). — Mammalia 33: 630—658.

Hutterer, R. (1993): Order Insectivora. — Pp. 69—130 in D. E. Wilson & D. M. Reeder (eds.): Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference. 2nd. ed. Smiths. Inst. Press, Washington DC.

ICZN [International Commission for Zoological Nomenclature] (1985): International Code of Zoological Nomenclature. 3rd ed. — Internat. Trust. Zool. Nom. & Univ. California Press, London & Berkeley.

Judin, B. S. (1971): Die Insektenfressenden Säugetiere Sibiriens. — Verlag Nauka, Nowosibirsk [russ.].

López-Fuster, J., J. Ventura, M. Miralles & E. Castien (1990): Craniometrical characteristics of *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) (Mammalia, Insectivora) from the northeastern Iberian Peninsula. — Acta Theriol. 35: 269—276.

Mayr, E. (1975): Grundlagen der Zoologischen Systematik. — Parey, Hamburg.

Mayr, E., E. G. Linsley & R. L. Usinger (1953): Methods and Principles of Systematic Zoology. — McGraw-Hill Book Company, New York.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. — Brit. Museum (Nat. Hist.), London.

Niethammer, J. (1956): Insektenfresser und Nager Spaniens. — Bonn. zool. Beitr. 7: 249—295.

Niethammer, J. (1964): Ein Beitrag zur Kenntnis der Kleinsäuger Nordspaniens. — Z. Säugetierk. 29: 193—220.

Nores, C., J. L. Sanchez Canals, A. de Castro & G. R. Gonzales (1982): Variation du genre *Neomys* Kaup, 1829 (Mammalia, Insectivora) dans le secteur cantabro-galicien de la péninsule Ibérique. — Mammalia 46: 361—373.

Pemán, E. (1983): Biometria y sistemática del género *Neomys* Kaup, 1771 (Mammalia, Insectivora) en el Pais Vasco. — Munibe 35: 115—148 [nach López-Fuster et al. 1990].

Rempe, U. & P. Bühler (1969): Zum Einfluß geographischer und altersbedingter Variabilität bei der Bestimmung von *Neomys*-Mandibeln mit Hilfe der Diskriminanzanalyse. — Z. Säugetierk. 34: 148—164.

Richter, R. (1948): Einführung in die Zoologische Nomenklatur. — Kramer, Frankfurt/M.

Sans-Coma, V. (1975): Contribuciòn al conocimiento de los micromamíferos del Nordeste de la peninsula Ibérica y su interes biológico. — Tesis, Universidad de Barcelona.

Spitzenberger, F. (1990): Gattung *Neomys* Kaup, 1829. — Pp. 313—374 in Niethammer, J. & F. Krapp (Herausg.): Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. 3. Aula, Wiesbaden.

Stroganow, S. U. (1957): Säugetiere Sibiriens — Insectivora. — Verlag der Akademie der Wissenschaften, Moskau [russ.].

Vericad, J. R. (1970): Estudio faunístico y biológico de los mamíferos montaraces des Pirineo. — Publ. del Centro Pirenaico de Biologia Experimental 4: 7—232.

Dr. P. Bühler, Brandhof 15, D-74417 Gschwend.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 315—325	Bonn, Juni 1996

Umwegversuche mit tauchenden Wasserspitzmäusen (*Neomys fodiens*) (Mammalia: Soricidae)

Dieter Köhler

Abstract. 8 adult *Neomys fodiens* were studied for their capability to learn different ways to an underwater food source. After diving without error through the labyrinth to the feeding place in all of a shrew's daily experiments another situation was presented. Eleven detour situations were tested. During these experiments the number of errors, where they ocurred, and swimming durations were registered. Depending on the test situation the animals reduced the proportion of errors after the first 5 trials from 15.9 to 49.6 %. The shrews showed a wide individual variation, e. g. 93 errors (Nf 33) and 318.5 errors (Nf 34) after the first training day. The animals made most of the errors on their way to the food source. The shrews showed the capability to transfer the learnt path to inverse mazes resulting in lower error rates in these mazes and when diving back from the food source. Swimming speed and the number of errors decreased in the course of the experiments. This was interpreted as trial-and-error-learning in *Neomys*.

Key words. Mammalia, Soricidae, Water shrew, behaviour, learning, detour experiments.

Einleitung

Die Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens*) ist unser kleinstes einheimisches semiaquatisches Säugetier und erbeutet einen Teil seiner Nahrung unter Wasser. In England ermittelte Churchfield (1984) in einer nahrungsökologischen Untersuchung einen Anteil aquatischer Beutetiere von 33—67 % bei Wasserspitzmäusen, die Wasserkressebeete bewohnten. Einen höheren Anteil von bis zu 80 % bestimmten Dupasquier & Cantoni (1992) in der Schweiz. Aus Freilandbeobachtungen ist bekannt, daß die Wasserspitzmäuse in ca. 70 % der Tauchgänge erfolgreich Beute an Land (Schloeth 1980) bringen. Wegen ihres hohen Grundumsatzes (Genoud 1988) und des kraftaufwendigen Tauchvorganges (Köhler 1991) ist eine effektive Nahrungssuche für die Wasserspitzmaus ein zwingendes Erfordernis. So erlernten die Tiere in kurzer Zeit, unter Wasser befindliche Futterquellen zu lokalisieren (Köhler 1993). Die Tiere müssen in der Lage sein, auf lokale Veränderungen in ihrem Habitat, im besonderen unter Wasser, adäquat zu reagieren. In der vorliegenden Untersuchung sollte durch Umwegexperimente an tauchenden Wasserspitzmäusen geprüft werden, ob sie es vermögen, bestimmte Schwimmwege zu erlernen, und wie rasch sie sich auf neue Bedingungen einstellen können. Die Veränderungen, die an den Labyrinthen vorgenommen wurden, besaßen einen unterschiedlichen Schweregrad.

Material und Methode

Für die Untersuchung verwendete ich acht adulte Wasserspitzmäuse. Die Spitzmäuse konnten über einen Holzsteg vom Aufenthaltsterrarium das Versuchsbecken (Breite 30 cm, Länge 68 cm, Höhe 30 cm) erreichen, dessen Wände mit weißem Papier als Sichtschutz beklebt waren. Während der gesamten Dauer der Untersuchung bewohnte das Versuchstier die Anlage und war somit mit seiner Umgebung vertraut. Der Bodengrund im Aquarium war mit Kies ausgelegt, und der Wasserstand betrug 12 cm. Im Becken waren vier in ihrer Position veränderbare, 19 cm breite Barrieren aus Plastik aufgestellt (Abb. 1). Diese mußte das Tier umschwimmen, um zu dem Futterort (Fo) zu gelangen, wo es ein Stück Mehlwurm vorfand. Untereinander hatten die Barrieren (b) einen Abstand von 8.0 cm und wurden nach Beendigung der Versuche täglich aus dem Aquarium entfernt. Die Distanz zwischen Startpunkt (Sp) und der ersten Barriere b 1 betrug ca. 18 cm. Eine Glühlampe leuchtete das Labyrinth gleichmäßig aus.

Die Aufgabe wurde erst dann als erfolgreich erlernt gewertet, wenn das Tier fehlerlos vom Sp durch das Labyrinth zum Fo schwamm. War dieses Kriterium erreicht, wurde die Spitzmaus am nächsten Tag mit einer neuen Versuchssituation, d. h. mit einer anderen Kombination der Barrieren konfrontiert. Das hohe Kriterium des fehlerfreien Durchquerens des Labyrinths wurde gewählt, um das Lernergebnis stärker zu festigen, als es bei einem 80 %-Kriterium der Fall wäre. Die Positionen der Barrieren in den Versuchssituationen A bis H sind aus Abb. 1 ersichtlich. Alle Tiere wurden in der gleichen Abfolge der Versuchsituation getestet, wie sie in Abb. 1 dargestellt ist.

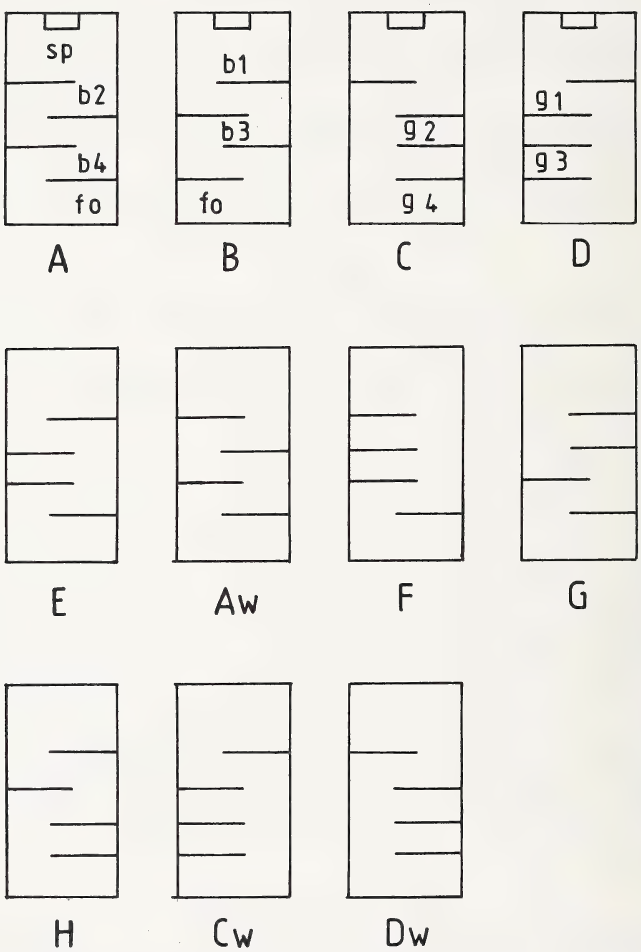


Abb. 1: Versuchssituationen (A—H) in der getesteten Reihenfolge. b 1—4: Numerierung der Barrieren; g 1—4: Numerierung der Sackgassen; fo: Futterort; sp: Startplatz.

Die Wasserspitzmäuse waren vorher auf einen akustischen Reiz von 12 kHz konditioniert worden, um somit die Tiere gezielt zum Tauchen zu veranlassen. Unkontrolliertes Durchqueren des Labyrinths wurde, wenn notwendig, manuell unterbunden. Täglich wurden in der Zeit zwischen 20.00 und 24.00 Uhr maximal 20 Versuche mit demselben Labyrinth durchgeführt. Waren die Tiere eher gesättigt, konnte nicht immer diese Anzahl von Versuchen pro Tag erreicht werden.

Als ein Fehler wurde gewertet, wenn das Tier vollständig in eine Sackgasse hineinschwamm oder gegen eine Barriere stieß. Schwamm es nur teilweise hinein, galt das als halber Fehler. Die Zeit vom Eintauchen am Startplatz bis zum Erreichen des Futterortes und zurück wurde mit der Stoppuhr ermittelt. Mit einer weiteren elektronischen Stoppuhr wurden die Zeiten erfaßt, die die Tiere für den Hinweg (Sp bis Fo) und den Rückweg (Fo bis Sp) benötigten. Protokolliert wurden Art der Fortbewegung, Anzahl der Orientierungsversuche zu Beginn jeder neuen Versuchsserie, Ort und Art des Fehlers sowie die Tauch- bzw. Schwimmzeiten. Als Orientierungsversuche galten Versuche, die vor dem Erreichen des Fo vom Tier abgebrochen wurden. Für die statistische Prüfung wurden der Wilcoxon-Test und Chi^2-Test (Weber 1980) verwendet.

Ergebnisse

Allgemeines Verhalten

Zu Beginn der neuen Versuchssituation tauchten einige Wasserspitzmäuse nach der Kollision mit einer Barriere auf und kehrten zum Startplatz zurück. Diese Art Schreckreaktion kann allgemein beobachtet werden, wenn auffällige Veränderungen im vertrauten Wasserbecken wahrgenommen werden. Im Verlauf der Versuchsserie trat dieses Verhalten immer seltener auf. Andere erkundeten an der Oberfläche schwimmend die Möglichkeiten zum Fo zu gelangen. Einige schwammen/tauchten teilweise in das Labyrinth hinein, kehrten aber vorzeitig um. Selten bewegten sie sich weiter als bis zur Barriere b 2. Alle diese Reaktionen wurden als Orientierungsversuche gewertet, da die Tiere mit Beginn der neuen Versuchsserie erstmals mit dieser konfrontiert wurden. Die Anzahl der Orientierungsversuche war mit $\bar{x} = 7.6 \pm 4.2$ in der Anfangssituation A am höchsten. Bereits in der Situation B traten nur noch $\bar{x} = 1.8 \pm 2.3$ Orientierungsversuche auf. In 68 der 88 Tests war die Anzahl der Orientierungsversuche $\leqq 2$. Die Strecke vom Sp zum Futterort legten die Tiere tauchend zurück. Der Rückweg wurde von 2 Expl. schwimmend und 6 tauchend überwunden. Nach dem Entfernen der Hindernisse war nur auf dem Hinweg anfänglich eine Nachwirkung der erlernten Schwimmbahn festzustellen. Auf dem Rückweg schlugen sie sofort den direkten Weg ein. Das Lernkriterium des 100%ig-fehlerfreien-Durchquerens der Labyrinthe in Richtung Fo erreichten die Tiere zwischen $\bar{x} = 40.6$ (Dw) und $\bar{x} = 76.7$ (A) Versuchen.

Erlernen fehlerfreier Passagen

Situation A und B
Vom Sp aus in Richtung Fo gesehen, befindet sich rechts des Beckens b 1, danach links b 2, dann folgen alternierend b 3 und b 4. Der Fo steht hinter b 4 links hinten am Aquarienrand. Die Situation B ist die spiegelbildliche Wiederholung von A (Abb. 1). Vergleicht man die Anzahl der Kollisionen an den beiden Barrieren b 1 und b 2 zwischen der Versuchssituation A und B, so fällt auf, daß sie mit 105 und 99 nahezu gleich sind. In der Situation B stieg der Fehleranteil an b 1 auf 10.0 Fehler pro Tier gegenüber 6.5 in Situation A. Er fiel jedoch deutlich an b 2 auf 1.6 Fehler/Tier gegenüber 5.3 Fehler/Tier in der Situation A. Auf dem Rückweg war kein Unterschied zwischen beiden Situationen zu registrieren. Die Fehler pro Tier lagen bei 1.7 bzw. 2.7 an b 1 (Abb. 2). Die Lernkurven beider Situationen sind in Abb. 3 wiedergegeben.

Situation C

Die Barriere b 1 befindet sich links, und alle übrigen Barrieren sind auf der rechten Seite lokalisiert, dadurch werden g 2 und g 3 zu Sackgassen. Die Stellung der Barrieren b 1 und b 2 veränderte sich gegenüber B nicht, folglich traten hier nur wenige Fehler auf. Dafür tauchten die Wasserspitzmäuse verstärkt in die Sackgassen g 2 (3.5 Fehler/Tier) und g 3 (2.8 Fehler/Tier) ein. Überraschenderweise ließen sich auf dem Rückweg höhere Fehlerquoten mit 7.5 (g 2) und 3.7 (g 3) ermitteln (Abb. 2).

Situation D

Bei der zu C spiegelbildlichen Versuchssituation D wurden durch die Barriere b 1, die sich in der ehemaligen Schwimmbahn befand, die meisten Fehler (8.0/Tier Hinweg, 4.7 Rückweg) verursacht. In die Sackgasse g 2 schwammen die Tiere wiederum häufiger auf dem Rückweg hinein. Für g 3 unterschieden sich beide Werte kaum. Die Fehlerquoten sind folgende: g 2 — Hinweg 0.5, Rückweg 6.3; g 3 — Hinweg 2.8, Rückweg 2.5. Ein signifikanter Unterschied zwischen D und der vorherigen Situation C besteht nicht.

Situation E

Links befand sich b 1, die folgenden Barrieren b 2 und 3 waren auf der rechten und b 4 wiederum auf der linken Seite angebracht. Die Barrieren b 1 und b 2 stellten wie in D die höchste Fehlerquote pro Tier von 8.0 und 5.7 auf dem Hinweg, obwohl sich nur die Position von b 4 geändert hatte, dadurch mußten sich die Tiere wieder auf einer gewundenen Schwimmbahn bewegen.

Situation Aw

Die folgende Situation Aw ist eine Wiederholung der Anfangssituation A. Die hauptsächlichen Fehlerquellen wurden ebenso von der vorausgegangenen Situation bestimmt. Fehler traten vorrangig an b 1 (6.7 bzw. 3.0 Fehler/Tier) und b 2 (2.8 bzw. 3.8 Fehler/Tier) auf dem Hin- bzw. Rückweg auf. Insgesamt verringerte sich jedoch die Fehlerzahl gegenüber der Situation A um 6.1 Fehler pro Tier.

Situation F

In der Versuchssituation F befanden sich die ersten 3 Barrieren auf der rechten Seite und links nur b 4. Dadurch war die Kombination von b 3 und b 4 sowie die Position von b 1 wie in Situation Aw. Deshalb traten an den Barrieren kaum Fehler auf, nur wenige wurden auf dem Hinweg zum Fo durch Hineinschwimmen in die Sackgassen g 2 (2.7 Fehler/Tier) und g 3 (1.8 Fehler/Tier) verursacht.

Situationen Cw und Dw

Bei den Wiederholungen von C und D fällt auf, daß die Sackgassen nur geringen Anteil an den Fehlern hatten (max. 1.7 Fehler/Tier, g 3, Rückweg). Hauptfehlerquelle war wiederum b 1 (max. 4.2 Fehler/Tier, Hinweg, Dw). Mit Ausnahme von b 3 wurden die übrigen Hindernisse häufiger auf dem Hinweg frequentiert. Ein signifikanter Unterschied der Fehlerzahl zwischen beiden Situationen bestand nicht, jedoch waren die Verringerungen zwischen C—Cw bzw. D—Dw signifikant ($p = 0.01$).

Situation G

Die Barrieren b 1, b 2 und b 4 waren auf der linken Seite und b 3 auf der rechten Seite angebracht, d. h. b 1 befand sich im zuvor erlernten Schwimmweg, und die Kombination b 3 und b 4 entsprach der Situation F. Die meisten Fehler wurden von den Wasserspitzmäusen während des Hinweges durch Hineinschwimmen in die Sackgasse g 1 (4.7 Fehler/Tier) gemacht. Auf dem Rückweg verursachten Kollisionen an b 3 (3.7 Fehler/Tier) und b 2 (4.5 Fehler/Tier) die meisten Fehler (Abb. 2). Obwohl die Kombination von b 4 und b 3 nicht geändert wurde, traten an b 3 relativ viele Kollisionen auf. Die Barriere b 2 befand sich in der ehemaligen Schwimmbahn und verursachte dadurch die hohe Fehlerquote auf dem Rückweg.

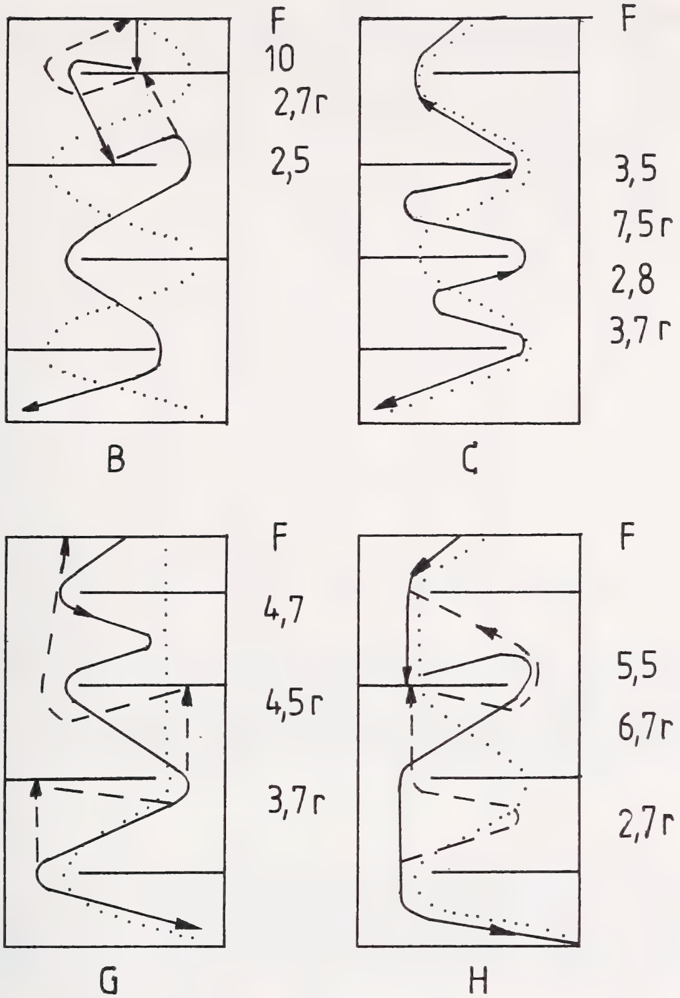


Abb. 2: Schema des Schwimmweges in ausgewählten Versuchssituationen mit Angabe der Fehlerquoten (F) an dem jeweiligen Hindernis (nur F >2 abgebildet). Ausgezogene Linie: Hinweg; Gestrichelte Linie: Abweichungen des Rückweges von der Schwimmbahn des Hinweges; Punktierte Linie: vorherige Schwimmbahn; r: Fehlerquote auf dem Rückweg an dem Hindernis.

Situation H
Die Versuchssituation H ist in der Kombination der Hindernisse mit der von G vergleichbar. Die Barriere in der Schwimmbahn (b 2) war nur um 8 cm vorverlegt, und trotzdem traten relativ viele Fehler (5.5 Hinweg, 6.7 Rückweg) an dieser Barriere auf. Auf dem Rückweg wurden durch die Sackgtasse g 3, entsprechend dem vorherigen Schwimmweg Fehlorientierungen provoziert (Abb. 2).

Die mittlere Fehlerquote der Versuchsklassen (Klassenbreite: 5 Versuche) verringerte sich bereits in der 2. Versuchsklasse (—10. Versuch) markant auf 15.9 % (F) bis

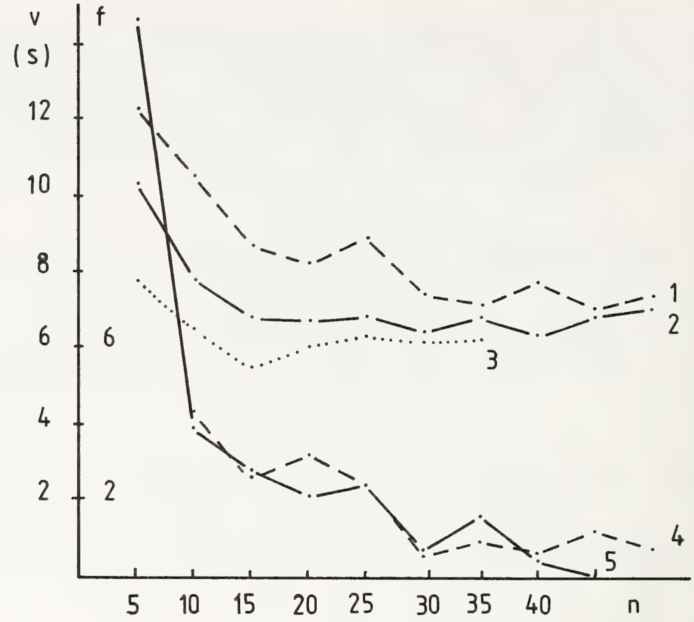


Abb. 3: Verringerung des mittleren Fehlers in den Situationen A und B sowie der mittleren Schwimmzeiten in den Situationen A, Aw und B. Fehlerkurve von Aw nicht dargestellt, da ihr Verlauf ähnlich A und B ist. Klassenbreite: 5 Versuche. 1: Schwimmzeit in B; 2: Schwimmzeit in A; 3: Schwimmzeit in Aw; 4: Veränderung des mittleren Fehlers in B, sofern von A abweichend; 5: Veränderung des mittleren Fehlers in A; n: Versuchsklasse; v: Zeit (s); f: Fehler.

49.6 % (E) der Ausgangssituation. Die charakteristische Lernkurve für A und B ist in Abb. 3 wiedergegeben. Die Klassenmittel der ersten neun Klassen aller Situationen werden in Tab. 2 angeführt. Der Lernverlauf glich in diesen Situationen dem von A und B. Nur waren die mittleren Fehler bereits in der 1. Versuchsklasse geringer; zwischen $\overline{x} = 6.3$ (F) und $\overline{x} = 13.1$ (D). Insgesamt wurden an den ersten beiden Versuchstagen 95.8 % der Fehler registriert (s. Tab. 1). Die absolute Fehlermenge der Individuen schwankte am 1. Versuchstag zwischen 93 (Nf 33) und 318.5 (Nf 34). Am 2. Tag lag die Anzahl der Fehler zwischen den Extremwerten 18 (Nf 28) und 90.5 (Nf 34). Die signifikant höhere Fehlerzahl wurde auf dem Weg zum Fo registriert ($p = 0.001$, Chi^2-Test). Die Relation der Fehler zwischen Hin- und Rückweg beträgt 1.5 bis 2.1. Bei Nf 30 und Nf 31 waren diese Unterschiede mit 1.1 bzw. 1.2 weniger deutlich ausgeprägt. Die Versuchstiere, die an der Oberfläche zurückschwammen (Nf 34, Nf 42), unterschieden sich nicht in der Fehlerzahl von den übrigen Tieren und werden daher mit berücksichtigt. Betrachtet man die Versuchssituationen nach der Fehlermenge auf Hin- und Rückweg, so ergibt sich, daß 8 der 11 Situationen auf dem Hinweg mit der höheren Fehlerzahl durchschwommen wurden. Signifikant sind die Differenzen bei den Versuchssituationen A, B, E und F ($p = 0.05$). Die Ausnahmen stellten die Situationen Aw, C und H dar, dort war die Fehlerzahl auf dem Rückweg größer. Die Unterschiede bei Aw und H waren geringfügig. In der Versuchssitua-

Tabelle 1: Absolute Fehlerhäufigkeit der ersten 2 Versuchstage auf dem Weg zum Futterort (h) und zurück (r) in den getesteten Versuchssituationen (VS).

VS		Tiere								
		Nf 28	Nf 30	Nf 31	Nf 32	Nf 33	Nf 34	Nf 42	Nf 44	Summe
A	h	15	13.5	22	11	9	38	26	27	161.5
	r	5	9	1	4	3	30	14	7	73
B	h	5.5	14	28	10.5	12	21	—	16.5	107.5
	r	5.5	14.5	9	8.5	4	10	—	3.5	55
Aw	h	6	19	1.5	12	9.5	22	—	5	75
	r	8.5	18	13	13	2	5	—	15.5	75
C	h	8	10	5	9.5	3.5	15	0.5	7	58.5
	r	5	10.5	6.5	9	7.5	13.5	0.5	22.5	75
Cw	h	0.5	1.5	6	3.5	2.5	30	9.5	6.5	60
	r	0.5	3.5	5.5	0	0	5	14	5.5	34
D	h	16.5	6.5	32	3.5	3	24	22	20	127.5
	r	7	8.5	34	4.5	1.5	14.5	17	16.5	103.5
Dw	h	1.5	9	3.5	3.5	1.5	4	22	9	54
	r	1	7.5	5.5	0.5	2	4.5	16.5	9	46.5
E	h	12	8.5	28	5.5	4.5	46	20	11	135.5
	r	8.5	7	14	2.5	1.5	27.5	5	11.5	77.5
F	h	8.5	5.5	8.5	6.5	5.5	23.5	8.5	5.5	72
	r	1	0.5	1.5	5	2.5	0.5	2.5	0	13.5
G	h	10.5	2	12	6	9.5	12.5	18	14.5	85
	r	3.5	0	22	1	0.5	5	5	9	46
H	h	9	9	19.5	4	9	10	8	1	69.5
	r	6.5	10	24	2	9	5	12	9.5	78
Summe	h	93	98.5	166	75.5	69.5	246	134.5	123	
	r	52	89.0	136	50.0	33.5	120.5	86.5	116.5	

tion Aw wurde dies durch einen hohen Fehleranteil der Tiere Nf 30 und Nf 34 bewirkt. Der Anteil der einzelnen Barrieren und Sackgassen an den insgesamt registrierten Fehlern (n = 1695.5) war deutlich verschieden. Die Barrieren b 1 (33.8 %) und b 2 (20.4 %) und die Sackgasse g 2 (11.5 %) stellten die häufigsten Fehlerquellen dar.

Tauch- und Schwimmzeiten

Die Tiere hatten im Durchschnitt nach 15—20 Versuchen die Schwimmgeschwindigkeit erreicht, die in den folgenden Versuchen nur geringfügig variierte (Tab. 2, Abb. 3). Aufgrund der Barrierenstellung sind die Schwimmstrecken der Situationen unterschiedlich lang, und daher können nur A, B, Aw und C—Cw sowie D—Dw untereinander verglichen werden. Die Situationen Aw, Cw und Dw durchschwammen die Tiere schneller als die Bezugssituationen. Signifikant war der Unterschied nur zwischen A—Aw ($p = 0.01$). Interessanterweise wurde die Situation B signifikant ($p = 0.01$) langsamer durchschwommen als die vorhergehende Situation A. Die Situation Aw wiederum wurde schneller als die Ausgangssituation A durchquert (Abb. 3). Insgesamt war erkennbar, daß im Gegensatz zu A und B die anderen Situationen bereits im Mittel der ersten 5 Versuche mit $\bar{x} = 6.2 \pm 0.7$ s (F) bis 8.9 ± 3.1 s (E) deutlich schneller durchschwommen wurden.

Die Wasserspitzmäuse Nf 34 und Nf 42 legten den Rückweg schwimmend zurück und benötigten dafür mehr Zeit als auf dem Hinweg. So lag für Nf 34 das Versuchsmittel der Situation A z. B. für den Hinweg $\overline{x} = 2.8 \pm 0.9$ s und für den Rückweg $\overline{x} = 3.8 \pm 0.6$ s. Der tauchende Nf 44 brauchte für diese Strecken $\overline{x} = 3.3 \pm 0.9$ s bzw. 2.9 ± 0.3 s. Im Verlauf der Versuchsserien legten die zurücktauchenden Tiere die Strecken in der gleichen Zeit zurück oder waren auf dem Rückweg noch schneller. Eine durchschnittliche Fehlerzahl von <4 Kollisionen wirkte sich nicht auf die Schwimmzeiten aus, es sei denn, es wurde vollständig eine Sackgasse angenommen.

Diskussion

Die Wasserspitzmäuse erlernten die Aufgaben, je Situation in dem Bereich von $\overline{x} = 40.6$ /Dw) bis maximal $\overline{x} = 76.7$ Versuchen (A), fehlerfrei zu durchschwimmen. Die benötigte Dauer für die Durchquerung der Labyrinthe reduzierte sich im Verlauf der ersten 15 bis 20 Versuche erheblich. Bei den Wiederholungssituationen Aw, Cw, und Dw verringerte sich die Zeit für die Passage durch die Labyrinthe gegenüber den von A, C und D. Diese Differenz erreichte nur für die Paarung A—Aw die Signifikanzschwelle.

Alle Wasserspitzmäuse legten die Strecke vom Startplatz (Sp) zum Futterort tauchend zurück, nur auf dem Rückweg schwammen 2 Expl. an der Oberfläche. Erwartungsgemäß benötigten letztere für diese Strecke mehr Zeit als für den Hinweg (vgl.

Tabelle 2: Mittlere Schwimmzeiten (t) und Fehlerhäufigkeit (f) in Klassen (Klassenbreite: 5 Versuche) für die 11 Versuchsituationen (VS).

		Versuchsklasse								
VS		—5	—10	—15	—20	—25	—30	—35	—40	—45
A	t	10.3±1.5	7.8±1.9	6.8±1.7	6.7±1.2	6.8±1.2	6.4±0.9	6.8±0.7	6.3±0.4	6.8±0.4
	f	14.5±5.9	3.9±2.8	2.8±1.1	2.1±1.7	2.4±2.7	0.7±1.1	1.6±1.1	0.4±0.9	0.0
B	t	12.3±3.8	10.5±4.8	8.7±1.9	8.2±2.0	8.9±2.5	7.4±1.3	7.1±1.5	7.7±2.3	7.0±1.0
	f	14.6±7.0	4.3±4.0	2.6±1.2	3.2±3.5	2.4±2.5	0.6±1.0	0.9±1.0	0.6±0.8	1.2±1.5
Aw	t	7.8±1.9	6.5±0.4	5.5±2.8	6.0±0.8	6.3±0.6	6.1±0.8	6.3±0.7	6.2±0.5	—
	f	11.7±3.7	4.5±4.2	2.2±2.1	0.8±0.8	1.5±1.2	0.3±0.7	0.4±0.5	0.0	—
C	t	6.6±1.8	5.5±1.5	5.2±0.6	4.9±0.7	5.0±0.6	4.7±0.4	4.8±0.5	4.6±0.7	5.1±0.3
	f	10.8±3.8	3.5±3.2	3.1±4.8	1.4±1.6	0.5±0.5	1.1±0.7	1.9±1.0	0.4±0.5	0.0
Cw	t	6.4±1.3	5.3±1.0	4.9±0.5	5.0±0.6	5.1±0.8	4.9±0.4	5.0±0.3	4.6±0.4	5.0±0.2
	f	7.3±4.3	3.4±3.0	1.2±1.6	0.9±1.6	0.9±1.2	1.6±2.0	1.1±1.2	0.2±0.4	0.0
D	t	8.5±2.4	5.8±1.2	5.1±0.5	5.2±0.5	5.1±0.6	4.9±0.9	4.6±0.5	4.8±0.4	5.0±0.8
	f	13.1±6.6	7.5±9.0	5.1±6.9	1.3±1.5	1.4±2.1	1.3±1.2	1.3±0.6	0.6±0.6	0.5±0.6
Dw	t	6.4±1.1	5.6±0.9	5.3±0.6	4.9±0.5	5.4±1.1	4.9±0.7	4.8±0.5	4.7±0.4	5.1±0.7
	f	8.1±4.9	3.0±3.1	2.4±3.2	0.6±0.9	1.3±2.3	1.6±2.8	0.3±0.5	1.6±0.8	0.3±0.3
E	t	8.9±3.1	6.1±1.2	6.7±2.1	5.7±0.7	5.6±0.5	5.2±0.5	5.7±0.7	5.5±0.5	—
	f	11.8±6.3	5.9±9.2	4.3±5.4	2.1±3.3	1.3±2.0	0.4±0.7	0.5±0.7	0.6±0.9	—
F	t	6.2±0.4	5.0±0.5	5.0±0.5	3.9±0.4	4.8±0.7	4.6±0.5	4.7±0.6	4.6±0.5	—
	f	6.3±3.2	1.0±2.5	0.4±1.0	0.4±0.6	0.7±1.1	0.8±0.6	0.1±0.4	0.5±0.4	—
G	t	7.3±1.6	5.8±0.8	5.7±0.8	5.4±0.6	5.5±0.7	4.7±2.8	5.7±1.1	5.5±0.6	5.8±0.5
	f	8.4±4.3	2.4±2.7	1.7±1.5	0.6±1.2	1.6±1.3	0.6±0.8	0.9±0.9	1.0±2.0	0.4±0.5
H	t	7.3±2.3	6.6±3.4	5.5±0.8	5.2±0.5	5.6±0.6	5.2±1.0	5.2±0.8	5.3±0.7	5.1±0.4
	f	8.2±3.1	2.7±1.7	1.6±2.2	1.1±1.7	2.6±2.9	1.4±3.0	1.8±3.1	2.4±1.4	0.8±1.3

Köhler 1991). Bei den vollständig durch das Labyrinth tauchenden Exemplaren waren die Schwimmzeiten meist auf beiden Distanzen von gleicher Dauer, oder die Tiere unterboten die Zeit des Hinweges noch auf dem Rückweg. Inwieweit der Sättigungsgrad die Intensität der Lokomotion zum und vom Fo beeinflußt, konnte in der vorliegenden Untersuchung nicht geklärt werden. Eine größere Entfernung zwischen Fo und Sp würde eventuell zu deutlichen Resultaten führen. Bei den spiegelbildlichen Versuchssituationen gelang es den Tieren, wie an den Versuchssituationen A und B erkennbar, den erlernten Weg zu transponieren, obwohl es gerade in diesem Fall den Tieren noch nicht ohne weiteres glückte. Erkennbar ist das daran, daß die mittlere Fehlerzahl in B geringer ausfiel als in A. Trotzdem wurde diese Situation signifikant langsamer durchquert als die vorherige Situation A. Die Spitzmäuse durchschwammen die Situation B nach dem Erlernen des Labyrinthes A verhaltener, weil sie vermutlich Zeit benötigten, um an den Wendepunkten die Übertragung der anderen Fortbewegungsrichtung zu vollziehen. Bei langsamer Lokomotion sind die langen hinteren Vibrissen am Rostrum nicht so stark gekrümmt (s. Abb. in Köhler 1991) und können besser für die taktile Perzeption im weiteren Umfeld genutzt werden. Beim späteren Durchqueren dienen wahrscheinlich kurzzeitige Kontakte der Extremitäten mit den Barrieren als Korrektiv für die Orientierung. Darin ist möglicherweise die Ursache zu sehen, daß sich in den folgenden Situationen dieses langsamere Durchqueren nicht wieder beobachten ließ. Offensichtlich hatten es die Tiere gelernt, sich auf die Veränderungen einzustellen, und durchquerten die Labyrinthe zügiger.

Die Fehlerzahl pro Tier war mit 6.5 bzw. 7.0 an den Barrieren b 1 und b 2 in Situation A fast gleich hoch. In der Situation B lagen die Fehler nur an b1 noch hoch und fielen bei den übrigen Barrieren stark ab. Nach dem Überwinden des ersten Hindernisses gelang es den Tieren offenbar, den erlernten Schwimmweg auf die neue Situation zu übertragen. Insgesamt ergab sich für alle Versuchstiere, daß die Fehlerzahl auf dem Weg zum Futterort signifikant größer war als die des Rückweges. Die beim Durchqueren der Strecke zum Futterort erlangte Information wurde gleichfalls für den Rückweg genutzt. Das Transponieren, d. h. das Übertragen der erlernten motorischen Muster auf die Umkehrung des Labyrinths, gelang den Tieren bereits auf dem Rückweg und resultierte in einer geringeren Fehlerzahl. Das Transponieren auf spiegelbildliche Labyrinthe ist für Ratten und Mäuse schon länger bekannt (Eibl-Eibesfeldt 1978). Mäuse verharren an den ersten Wendungen des Labyrinthes, um es dann zügig zu durchqueren.

Die tauchenden *Neomys* suchten sich bei dem Auftreten der Barriere b 1 in dem erlernten Schwimmweg den Weg entlang dieser Barriere oder erkundeten nach dem Auftauchen den vorderen Teil schwimmend. Besonders bei den Versuchssituationen, die wegen der geraden Schwimmwege einen geringeren Schwierigkeitsgrad aufwiesen (C, Cw, D und Dw), gelang es den Wasserspitzmäusen, den Rückweg schnell fehlerfrei zu absolvieren. In der Untersuchung zum Erlernen der Lage von Nahrungsplätzen unter Wasser (Köhler 1993) lösten die Wasserspitzmäuse im Verlaufe der Versuche die gestellten Aufgaben zunehmend schneller. Das wurde als Fähigkeit zum Lernen am Erfolg interpretiert. Deutlich wurde diese Fähigkeit von *Neomys* in der vorliegenden Untersuchung an den sich verringernden Schwimmzeiten und in der geringeren Fehlerzahl. Das kam u. a. in den vergleichbaren Kombinationen A—Aw, C—Cw und D—Dw zum Ausdruck. Bei allen Tieren war eine deutliche Verringerung der Fehlerquote in der ersten Versuchsklasse der Wiederholungssituation zu verzeichnen. Der mittlere Fehler in der nächsten Klasse fiel in allen Versuchssituationen gegenüber den Ausgangswerten zwischen den Extremen von 49.6 % (E) bis maximal 15.9 % (F) ab. Das unterstreicht die gute Lernfähigkeit von *Neomys*, eine Aussage, die bereits von Zimmermann (1959) über die Spitzmäuse getroffen wurde. Die Resultate schwankten zwischen den Individuen erheblich, wie es bereits beim Erlernen von Nahrungsplätzen beobachtet werden konnte (Köhler 1993).

Als Informationsquelle werden von den tauchenden Wasserspitzmäusen in erster Linie taktile und kinästhetische Reize genutzt. Das kinästhetische oder motorische Erlernen der Bewegungsmuster spielt bei den Micromammalia u. a. beim Erlernen der Fluchtwege eine wichtige Rolle. Die Bedeutung taktiler Reize verdeutlichten Versuche, bei denen eine der undurchsichtigen Barrieren (b 1, b 4) durch eine gleichgroße Glasscheibe ersetzt wurde. Auf die tauchenden Tiere hatte diese Veränderung beim Durchqueren des Labyrinths keinen Einfluß. Die an der Oberfläche schwimmenden Exemplare versuchten, sich optisch orientierend, einen kürzeren Weg zu erschließen, und kollidierten dabei mit dem Hindernis Glasbarriere. Die Verwendung kinästhetischer Informationen läßt sich auch aus dem Verhalten der Tiere in den Situationen G und H ableiten. In beiden Situationen lag eine ähnliche Struktur vor, nur die im Schwimmweg befindliche Barriere war um 8 cm verlagert. Die Tiere kollidierten in der Situation H häufig auf dem Rückweg mit der Barriere b 2. Das zeigt, daß die Tiere in diesem Bereich keine Hindernisse mehr erwarteten.

Hohe Fehlerquoten traten meist dann auf, wenn sich die Barrieren in dem vorher erlernten Schwimmweg befanden. Besonders die Barriere b 1 und mit Abstand auch b 2 wurden dadurch zu den hauptsächlichen Fehlerquellen. Abweichend von diesem Verhalten sind die Reaktionen in den Versuchssituationen D und E zu interpretieren. Die erheblich veränderte Schwimmbahn von E gegenüber den Situationen D und C konnte nicht einfach übertragen werden und führte daher zu einer hohen Fehlerquelle an den Barrieren.

Unter den Versuchsbedingungen von C und D schwammen die Tiere besonders auf dem Rückweg häufig in die Sackgassen g 2 und g 3, obwohl es nicht dem zuvor trainierten Weg entsprach. In den vorausgehenden Situationen A und B konnten die Tiere an den Entscheidungspunkten für die Richtungsänderungen taktile Informationen nutzen. Die fehlten in den Situationen C und D auf der einen Seite völlig, und deshalb schwammen die Spitzmäuse häufiger in die Sackgassen hinein, indem sie sich, wie bisher gewohnt, den taktilen Reizen zuwandten.

In den Situationen Dw und Cw ist das nicht mehr der Fall. Die Wasserspitzmäuse hatten im Verlauf der Versuche gelernt, die unterschiedlichen Labyrinthe zu durchqueren, und waren offenbar nicht mehr in dem Maß von taktilen Informationen abhängig. Die Versuche zeigen, daß *Neomys* das Bestreben besitzt, wenn er ein vorbestimmtes Ziel erreichen will, fest erlernte Schwimmbahnen einzuhalten. Er kann sich jedoch rasch auf neue Situationen einstellen und ist nicht so unflexibel, wie es Lorenz (1952) aus seinen Beobachtungen schlußfolgert. Besonders Populationen, die die Ufer von Fließgewässern bewohnen und mit z. T. starken Wasserstandsänderungen konfrontiert werden, müssen sich schnell diesen wechselnden Bedingungen in ihrem Habitat anpassen können.

Zusammenfassung

Das Lernverhalten von 8 adulten *Neomys fodiens* bei dem Durchqueren von 11 verschiedenen Labyrinthen wurde untersucht. Die Tiere mußten von einem Startplatz aus durch das Labyrinth zu einem Futterort und wieder zurück tauchen. Die Situationen zeigten, daß tauchende und schwimmende *N. fodiens* sich schnell an veränderte Bedingungen anpassen können. Die Lernkurven wiesen bereits nach den ersten 5 Versuchen, je nach Situation, eine Verringerung der Fehler um 15.9—49.6 % des Ausgangswertes auf. Die Unterschiede in der Fehlerzahl waren zwischen den Individuen erheblich. Die signifikant größere Fehlerzahl erreichten die Spitzmäuse auf dem Weg zum Futterort. Die geringere Fehlerzahl sowohl auf dem Rückweg als auch bei den getesteten spiegelbildlichen Versuchsanordnungen zeigt, daß *Neomys* in der Lage ist, eine erlernte Schwimmbahn auf diese zu übertragen. Die Versuche machten deutlich, daß taktile und kinästhetische Reize beim Durchqueren eine große Rolle spielen. Am höchsten war die Fehlerzahl an den Hindernissen, die sich in der vorher erlernten Schwimmbahn befanden. Im Verlauf der Versuche gelang es den Tieren, zunehmend schneller die Aufgabe zu lösen, und sie demonstrierten somit ihre Fähigkeit zum Lernen am Erfolg.

Literatur

Churchfield, S. (1984): Dietary separation in three species of shrews inhabiting water-cress beds. — J. Zool. London 204: 211—228.

Dupasquier, A. & D. Cantoni (1992): Shifts in benthic macroinvertebrate community and food habits of the water shrew, *Neomys fodiens* (Soricidae, Insectivora). — Acta Oecologica 13: 81—99.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1978): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. — Piper, München, Zürich.

Genoud, M. (1988): Energetic strategies of shrews: ecological constrains and evolutionary implications. — Mamm. Rev. 18: 173—193.

Köhler, D. (1991): Notes on the diving behaviour of the Water shrew, *Neomys fodiens* (Mammalia, Soricidae) — Zool. Anz. 227: 218—228.

Köhler, D. (1993): Zum Erlernen der Lage aquatischer Futterquellen durch *Neomys fodiens* (Mammalia, Soricidae). — Zool. Anz. 231: 73—81.

Lorenz, K. Z. (1952): The taming of the shrew. — In: King Solomon's Ring. New American Library, New York, 108—127.

Schloeth, R. (1980): Freilandbeobachtungen an der Wasserspitzmaus, *Neomys fodiens* (Pennant, 1771), im Schweizerischen Nationalpark. — Rev. suisse Zool. 87: 937—939.

Weber, E. (1980): Grundriß der biologischen Statistik. — VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

Zimmermann, K. (1959): Taschenbuch unserer wildlebenden Säugetiere. — Urania-Verlag, Leipzig, Jena.

Dr. Dieter Köhler, Torstraße 97, D-10119 Berlin.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 327—337	Bonn, Juni 1996

A morphometrical review of the *Sorex araneus-arcticus* species group from the Iberian Peninsula (Insectivora, Soricidae)

María José López-Fuster & Jacint Ventura

Abstract. A review of the morphometry and geographical distribution of *Sorex araneus*, *S. coronatus* and *S. granarius* from the Iberian Peninsula is presented. Multivariate analyses based on mandible and skull parameters were carried out. The results of cluster and principal component analyses revealed a clinal size variation of these species, especially notable in the case of *S. coronatus*, within their Iberian range. This fact determines the biometrical overlapping between *S. granarius* and *S. coronatus* in the West and between the latter species and *S. araneus* in the East. In an attempt to solve the species determination of these shrews, especially in the sympatric areas, discriminant analyses based on mandible and also on skull parameters from Iberian specimens were carried out. Results suggest that, at least in the Northwest of the Iberian Peninsula, the sympatric area of *S. coronatus* and *S. granarius* is probably larger than generally accepted. Parapatry or syntopy in this area remain to be demonstrated.

Keywords. *Sorex araneus*, *Sorex coronatus*, *Sorex granarius*, morphometry, multivariate analyses, Iberian Peninsula.

Introduction

In the Iberian Peninsula the *Sorex araneus-arcticus* group is represented by three species of the European *araneus* group, defined by Hausser et al. (1985): *Sorex araneus* Linnaeus, 1758, *S. coronatus* Millet, 1828 and *S. granarius* (Miller, 1910). The common shrew, *S. araneus*, is distributed through the eastern Pyrenees and Catalan Pre-Pyrenees and is completely isolated from other European populations of the species (Sans-Coma 1979; Gosàlbez et al. 1981; López-Fuster et al. 1985). Millet's shrew, *S. coronatus*, extends from the Pyrenees in the East to Galicia in the West, and probably to the south through the Sistema Ibérico (García Dory 1977; Nores 1979; López-Fuster et al. 1985; López-Fuster & Ventura 1987; Brunet-Lecomte & Delibes 1988; Hausser 1990a). The Iberian shrew, *S. granarius*, stretches from Sistema Central to the mouth of the Tajo River and northwards to Galicia (Niethammer 1970; Gisbert et al. 1988; Brunet-Lecomte & Delibes 1988; Hausser 1990b). According to previous studies, the distribution areas of these two latter species overlap in parts of Galicia, León and probably in the Sistema Ibérico as well (Brunet-Lecomte & Delibes 1988; Hausser 1990a, b). Moreover, the areas of *S. araneus* and *S. coronatus* overlap, at least, in the Aran and Boí Valleys (Lleida), although it has not been shown whether there is a mutual exclusion between the two species in these regions, similar to that reported by Hausser (1978) in Switzerland and France (López-Fuster et al. 1985).

It is well known that the species of the European *araneus* group are morphologically and biometrically similar, so cytogenetic or biochemical analyses are often the only way to ensure correct specific determination (Meylan & Hausser 1978; Hausser et al. 1975; Catzeflis et al. 1982; Hausser & Zuber 1983). Nevertheless, it has been shown that multivariate analyses, based on craniometrical characters, can provide a satisfactory approach to the determination between these species, and may be very useful when cytogenetic and biochemical analyses are not available or cannot be used, e. g. in owl-pellet material. Until now, the morphometrical differentiation between *S. coronatus* and *S. araneus* could be attained mainly by means of the discriminant function of Hausser & Jammot (1974), which was calculated from central-European specimens. Although this function has been applied to some Spanish populations (Sans-Coma 1979; López-Fuster 1983; López-Fuster et al. 1985), its efficency has not been demonstrated in the Iberian sympatric area. On the other hand, a discrimination between *S. coronatus* and *S. granarius* must be performed on the basis of subjective criteria of shape and size (Miller 1912; Hausser et al. 1975; Nores 1979), or by the vague method proposed by Brunet-Lecomte & Delibes (1988), based on the simultaneous application of two very complicated discriminant functions. All these multivariate methods are carried out using mandible measurements, thus lacking biometrical procedures that would permit the specific determination by skull parameters.

In this study we undertake a review of the morphometry and geographical distribution of the species of the European *araneus* group in the Iberian Peninsula. Likewise, in order to facilitate their morphometrical species diagnosis, especially in areas of sympatry, discriminant analyses of mandible measurements from Iberian specimens are presented. In addition, and whenever possible, discriminant analyses of skull variables are also performed.

Material and methods

For analyses, 157 skulls and 351 mandibles of shrews from 48 localities of the Iberian Peninsula were used (Tab. 1, Fig. 1). Specific determination was carried out taking into account morphological and morphometrical traits (Miller 1912; Hausser & Jammot 1974; Hausser et al. 1975; Nores 1979) and the geographical origin of the specimens.

The following measurements were taken: TCL: total cranium length; CBL: condylobasal length; RL: rostral length; SCL: skull case length; SBL: staphylion-basion length; UDS: length of the upper dental series; P^4-M^3: P^4-M^3 length; IOW: interorbital width; ZW: zygomatic width; SCW: skull case width; α: labial mandibular length; β: articular process length; γ: inclination of the coronoid process; δ: mandibular foramen; IAL: incisor-angle length; ML: mandibular length; AL: articular length of the mandible; ITF: length of the internal temporal fossa; LDS: length of the lower dental series; C-M_3: C-M_3 length; M_1-M_3: M_1-M_3 length; LM_3: M_3 length; CH: coronoid height. Cranial measurements, AL and CH were taken with a Mitutoyo caliper. The other variables were measured with a Reichert Mak MS or a Nikon measurescope, according to the method decribed by Hausser & Jammot (1974). For measurement definitions, see López-Fuster & Ventura (1987) and Gisbert et al. (1988).

To summarize the geographical size variation of the species of the *Sorex araneus-arcticus* group in the Iberian Peninsula, cluster and principal component analyses were performed by means of the NTSYS-pc programs (Rohlf 1988), using the arithmetic averages of several populations reported in previous studies (see Sans-Coma 1979; López-Fuster 1983; López-Fuster & Ventura 1987; Gisbert et al. 1988). Samples of each species used in these analyses were as follows: *S. araneus* from the Catalan Pyrenees and Andorra (see Sans-Coma 1979; López-Fuster 1983); *S. coronatus* from the Aran Valley (Lleida), Hautes Pyrénées (France), Huesca, Guipúzcoa and Navarra, Asturias, and León (see López-Fuster & Ventura 1987); *S.*

Table 1: List of the material studied. S: species (A: *S. araneus*; C: *S. coronatus*; G: *S. granarius*); N: number of skulls (Sk) and mandibles (Md); M: material from captures (Cp) or owl-pellets (Ow); Coll.: collection (BAUB: Biologia Animal, Universitat de Barcelona; UZA: Unidad de Zoología Aplicada, Madrid; IZEA: Institut de zoologie et d'écologie animale, Lausanne).

S	Locality	N		M	Coll.
		Sk	Md		
A	1 Grells, Girona	—	1	Cp	BAUB
A	2 Sant Quirze de Besora, Barcelona	1	1	Cp	BAUB
A	3 Setcases, Girona	1	1	Cp	BAUB
A	4 Queralbs, Girona	32	34	Cp	BAUB
A	5 La Molina, Girona	5	5	Cp	BAUB
A	6 Andorra	14	15	Cp	BAUB
A	7 Ainet de Besan, Lleida	—	2	Cp	BAUB
A	8 La Guingueta, Lleida	—	2	Cp	BAUB
A	9 Son del Pí, Lleida	1	1	Cp	BAUB
A	10 Sant Maurici, Lleida	—	1	Cp	BAUB
C	11 Betrén, Lleida	—	39	Ow	BAUB
C	12 Arrós, Lleida	31	—	Cp	BAUB
C	13 Jaca, Huesca	26	26	Cp	BAUB
C	14 Ruesta, Zaragoza	—	10	Ow	BAUB
C	15 Las Ilces, Santander	1	1	Cp	BAUB
C	16 Fuente Dé, Santander	2	2	Cp	BAUB
C	17 Arenas de Cabrales, Asturias	1	1	Cp	BAUb
C	18 Covadonga, Asturias	6	6	Cp	BAUB
C	19 Riberas, Asturias	5	5	Cp	BAUB
C	20 Puerto del Pontón, León	3	3	Cp	BAUB
C	21 Cuerres, Asturias	—	31	Ow	BAUB
C	22 Noreña, Asturias	—	15	Ow	BAUB
C	23 Priañes, Asturias	—	11	Ow	BAUB
C	24 Camuño, Asturias	—	9	Ow	BAUB
G	25 Grado del Pico, Segovia	—	2	Ow	UZA
G	26 Riofrío de Riaza, Segovia	—	9	Ow	UZA
G	27 Puerto de Fuenfría, Segovia	—	1	Cp	UZA
G	28 Alto de Guarramillas, Madrid	—	1	Cp	UZA
G	29 Santiago del Collado, Avila	—	1	Cp	UZA
G	30 El Barco de Avila, Avila	—	53	Ow	UZA
G	31 Candelario, Salamanca	—	13	Ow	UZA
G	32 Villasrubias, Salamanca	—	1	Ow	UZA
G	33 Hervás, Cáceres	—	3	Ow	UZA
G	34 Baños de Montemayor, Cáceres	—	1	Ow	UZA
G	35 Rascafría, Madrid	3	3	Cp	IZEA
G	36 Piedrahita, Avila	2	2	Cp	IZEA
G	37 Candelario, Salamanca	6	6	Cp	IZEA
G	38 Arines, Pontevedra	1	1	Ow	BAUB
G	39 Puebla del Caramiñal, La Coruña	—	2	Ow	BAUB
G?	40 Brandomil, La Coruña	—	3	Ow	BAUB
G	41 Pontedueme, La Coruña	7	2	Ow	BAUB
G?	42 Montfero, La Coruña	—	2	Ow	BAUB
G	43 El Ferrol, La Coruña	1	1	Cp	UZA
G	44 San Ciprián, Lugo	—	1	Cp	UZA
G	45 Villalba, Lugo	2	2	Cp	BAUB
G	46 Castro Caldelas, Orense	5	6	Ow	BAUB
G	47 Lago de la Baña, León	1	1	Cp	UZA
G?	48 Corullón, León	—	12	Ow	BAUB

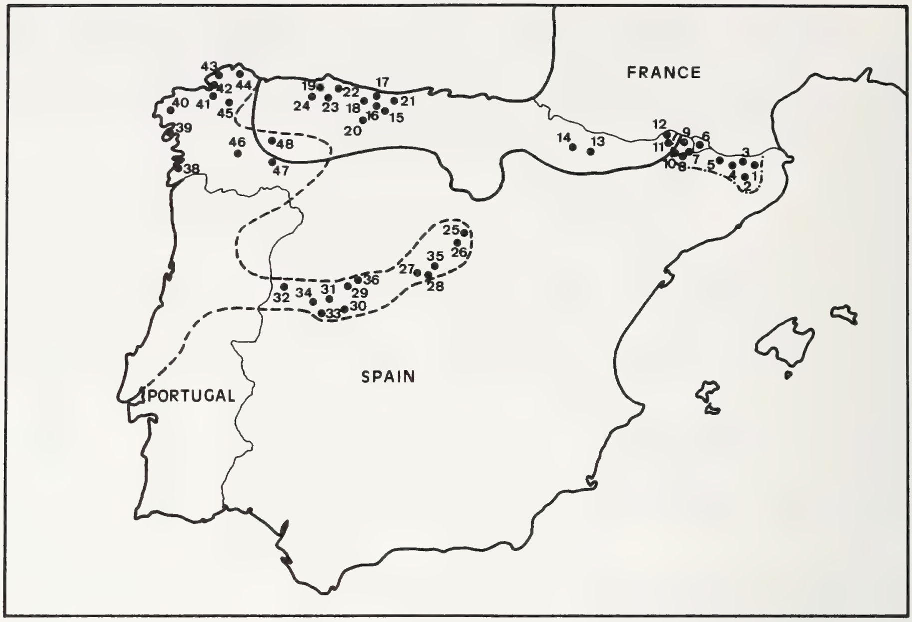


Fig. 1: Iberian distribution areas of *Sorex granarius* (- - -), *S. coronatus* (—) and *S. araneus* (—.—.—) according to literature. Localities of the specimens analysed as in Table 1.

granarius from Sierra de Guadarrama, Sierra de Gredos and Galicia (see Gisbert et al. 1988). Discriminant analyses were carried out on mandibles and skulls from single species locations, using the SPSS-PC+ programs (Norusis 1988).

Results and discussion

Basic descriptive statistics of mandible measurements of the Iberian populations of the *Sorex araneus-arcticus* species group are shown in table 2. Samples were subjected to distance analysis using standardized data to calculate average taxonomic distances. A phenogram of distance relationships among populations was produced by the unweighted pair-group method using arithmetic averages (UPGMA). In the phenogram (Fig. 2) there appeared two main clusters, which represented the eastern large size forms (*S. coronatus* from Navarra and Guipúzcoa, Huesca, French Pyrenees and Vall d'Aran, and samples of *S. araneus*) and the western small size forms (*S. coronatus* from León and Asturias, and samples of *S. granarius*). The results of the principal component analysis are presented in a three-dimensional diagram (Fig. 3), with the centroid for each sample and a minimum spanning tree, which shows the shortest path connecting all samples. The first three components account for 74.44 %, 19.30 % and 2.77 % of the variation, respectively (Tab. 3). Component I is a size factor, with positive loadings for all variables, whereas component II is highly correlated with γ and δ, and to a lesser extent with α and β. Shrews with large mandibles were located on the right of the diagram, coinciding with the samples that constituted the first main cluster. Within this group, two sub-groups can be

Table 2: Descriptive statistics of jaw measurements of *Sorex granarius* (GU: Guadarrama; GR: Gredos; GA: Galicia; Gisbert et al. 1988), *S. coronatus* (LE: León; AS: Asturias; NG: Navarra and Guipúzcoa; HU: Huesca; FR: Hautes Pyrénées, France; VA: Vall d'Aran; López-Fuster & Ventura 1987) and *S. araneus* (AN: Andorra; López-Fuster 1983; QU: Queralbs; Sans-Coma 1979).

		n	$\bar{x}$	sd	min.	max.			n	$\bar{x}$	sd	min.	max.
α	GU	13	6.11	0.11	5.93	6.33	β	GU	13	1.09	0.10	0.94	1.26
	GR	73	6.30	0.18	5.80	6.59		GR	73	1.14	0.08	0.87	1.29
	GA	20	6.29	0.20	5.80	6.72		GA	20	1.15	0.08	1.00	1.29
	LE	32	6.49	0.22	5.93	6.99		LE	32	1.18	0.08	1.00	1.36
	AS	46	6.47	0.18	6.06	6.72		AS	46	1.19	0.09	1.00	1.45
	NG	24	6.60	0.11	6.46	6.85		NG	24	1.25	0.10	1.07	1.49
	HU	29	6.69	0.17	6.33	6.99		HU	29	1.24	0.09	1.13	1.49
	FR	33	6.71	0.15	6.46	6.99		FR	33	1.26	0.06	1.10	1.39
	VA	31	6.78	0.14	6.33	7.12		VA	31	1.27	0.08	1.10	1.46
	AN	20	6.91	0.20	6.59	7.25		AN	19	1.16	0.06	1.03	1.29
	QU	41	7.18	0.11	6.85	7.38		QU	41	1.18	0.09	1.03	1.36
γ	GU	13	1.93	0.16	1.68	2.26	δ	GU	13	0.14	0.11	0	0.38
	GR	73	1.87	0.14	1.51	2.29		GR	73	0.19	0.08	0	0.41
	GA	20	1.89	0.15	1.52	2.23		GA	20	0.19	0.09	0.04	0.37
	LE	32	1.88	0.21	1.45	2.45		LE	32	0.15	0.10	0	0.37
	AS	46	1.95	0.17	1.55	2.33		AS	46	0.15	0.09	0	0.34
	NG	24	1.97	0.15	1.62	2.23		NG	24	0.19	0.08	0.04	0.37
	HU	29	2.00	0.14	1.78	2.26		HU	29	0.19	0.08	0.04	0.37
	FR	33	1.97	0.18	1.62	2.23		FR	33	0.16	0.07	0.04	0.29
	VA	31	2.01	0.18	1.62	2.36		VA	31	0.10	0.09	0	0.36
	AN	19	1.88	0.11	1.71	2.07		AN	19	0.26	0.09	0.11	0.44
	QU	41	1.89	0.15	1.59	2.19		QU	41	0.33	0.09	0.15	0.57
IAL	GU	10	11.29	0.25	10.94	11.60	LDS	GU	11	6.89	0.19	6.59	7.25
	GR	60	11.42	0.29	10.94	11.99		GR	58	6.90	0.23	6.33	7.25
	GA	15	11.71	0.24	11.33	12.13		GA	15	7.18	0.18	6.85	7.38
	LE	32	12.01	0.35	11.07	12.65		LE	32	7.42	0.27	6.72	8.04
	AS	46	12.24	0.33	11.33	12.78		AS	46	7.60	0.27	6.85	8.04
	NG	24	12.57	0.26	11.99	13.05		NG	24	7.81	0.19	7.51	8.17
	HU	29	12.61	0.27	11.99	13.18		HU	29	7.74	0.25	7.25	8.37
	FR	33	12.70	0.26	12.26	13.18		FR	33	7.93	0.21	7.64	8.30
	VA	31	12.68	0.28	11.86	13.18		VA	31	7.85	0.30	6.72	8.17
	AN	16	12.81	0.22	12.52	13.18		AN	19	7.97	0.21	7.38	8.30
	QU	37	12.80	0.18	12.20	13.80		QU	40	8.07	0.15	7.60	8.30
M_1-M_3	GU	11	3.62	0.09	3.56	3.82	LM_3	GU	11	1.01	0.04	0.97	1.07
	GR	62	3.61	0.10	3.43	3.95		GR	55	1.00	0.04	0.94	1.10
	GA	16	3.70	0.10	3.56	3.82		GA	16	1.01	0.03	0.94	1.07
	LE	32	3.85	0.10	3.69	4.09		LE	32	1.05	0.04	1.00	1.13
	AS	46	3.81	0.12	3.56	4.09		AS	46	1.04	0.04	0.97	1.13
	NG	24	3.95	0.08	3.82	4.09		NG	24	1.06	0.03	1.03	1.13
	HU	29	3.90	0.10	3.69	4.09		HU	29	1.07	0.03	1.03	1.13
	FR	33	4.01	0.10	3.82	4.22		FR	33	1.08	0.03	1.03	1.13
	VA	31	3.94	0.09	3.82	4.09		VA	31	1.07	0.03	1.03	1.16
	AN	19	3.96	0.10	3.82	4.09		AN	19	1.06	0.03	1.00	1.13
	QU	41	3.96	0.07	3.82	4.09		QU	41	1.10	0.03	1.03	1.16
AL	GU	13	9.07	0.18	8.80	9.40	CH	GU	13	4.26	0.14	4.00	4.50
	GR	71	9.05	0.22	8.60	9.50		GR	73	4.23	0.14	3.90	4.60
	GA	20	9.11	0.26	8.70	9.60		GA	20	4.29	0.18	4.00	4.60
	LE	32	9.28	0.25	8.70	9.80		LE	32	4.29	0.15	4.00	4.70
	AS	46	9.38	0.25	8.80	9.80		AS	46	4.44	0.16	4.10	4.90
	NG	24	9.69	0.18	9.40	10.10		NG	24	4.63	0.11	4.40	4.90
	HU	29	9.78	0.26	9.30	10.30		HU	29	4.63	0.16	4.30	4.90
	FR	33	9.83	0.19	9.40	10.20		FR	33	4.68	0.12	4.50	5.00
	VA	31	9.93	0.17	9.50	10.20		VA	31	4.74	0.15	4.40	5.00
	AN	19	9.81	0.27	9.20	10.30		AN	18	4.64	0.14	4.40	4.90
	QU	41	10.18	0.23	9.60	10.80		QU	40	4.74	0.14	4.50	5.00

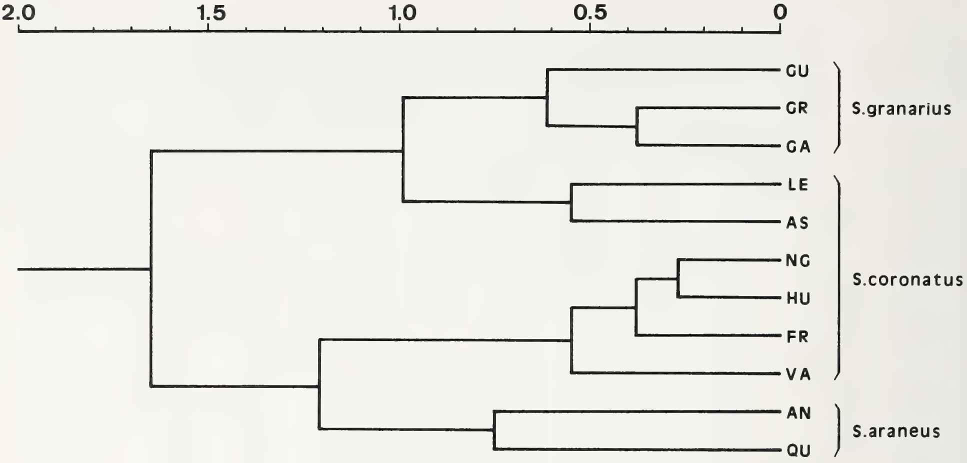


Fig. 2: Distance phenogram depicting the morphometrical relationships between samples of *S. granarius* (GU: Guadarrama; GR: Gredos; GA: Galicia), *S. coronatus* (LE: León; AS: Asturias; NG: Navarra and Guipúzcoa; HU: Huesca; FR: Hautes Pyrénées, France; VA: Vall d'Aran) and *Sorex araneus* (AN: Andorra; QU: Queralbs). Cophenetic correlation coefficient is 0.78.

distinguished, one corresponding to *S. araneus*, characterized by high values of the mandibular foramen, and the other containing the large size specimens of *S. coronatus*, with lower values of δ (Tab. 2). Samples of *S. granarius* were located on the left side of the diagram, because of their small size, whereas the smaller specimens of *S. coronatus* occupied an intermediate position in the diagram.

The distribution of the samples in the canonical space coincide with their geographical location and provide evidence of a clinal size variation in the Iberian Peninsula, reported in previous studies: size decrease from East to West in *S. araneus* (López-Fuster 1983) and *S. coronatus* (Nores 1979; López-Fuster & Ventura 1987), and a slight size increase from South to North in *S. granarius* (Gisbert et al. 1988). This clinal variation, which is especially notable in *S. coronatus*, determines that its metrical values overlap substantially with those of *S. araneus* in the East and *S. granarius* in the West (Tab. 2). This hinders the specific determination based on univariate statistical analyses in or near sympatric areas. In an attempt to solve this problem, discriminant analyses of mandible and skull parameters were carried out. As for the mandible, the discriminant analysis between *S. araneus* and *S. coronatus* was performed with specimens from localities 1—10 and 13—14, respectively (Tab. 1). The function obtained included five variables and classified 96.77 % of the individuals correctly (Tab. 4), with three specimens wrongly classified from Andorra. To assess its efficiency, the function was applied to a sample of *S. coronatus* from Betrén (locality 11, Tab. 1), and 96.15 % of the cases were classified correctly. Except for LDS, the variables selected in our function coincided with those of Hausser & Jammot (1974), calculated for central-European animals. However, when their function was applied to the mandibles from Betrén, only 70.49 % of the cases were

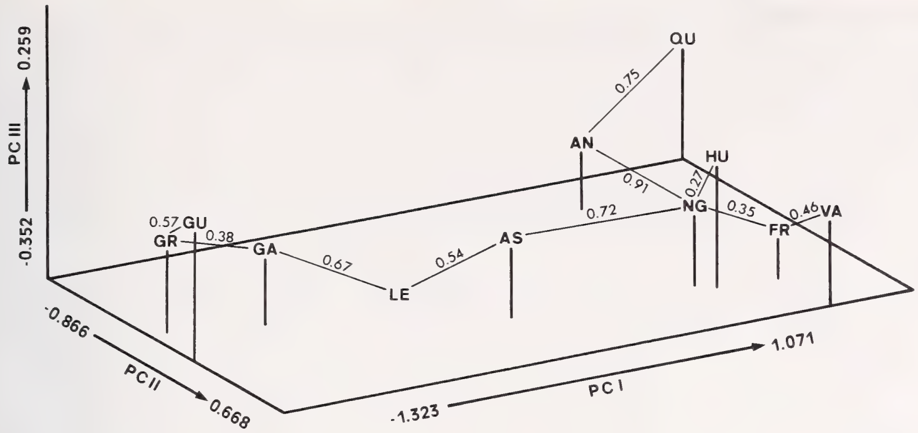


Fig. 3: Projection of the first three axes from principal component analysis of mandible characters and minimum spanning tree showing distances between nearest neighbours. (*S. granarius*: GU: Guadarrama; GR: Gredos; GA: Galicia; *S. coronatus*: LE: León; AS: Asturias; NG: Navarra and Guipúzcoa; HU: Huesca; FR: Hautes Pyrénées, France; VA: Vall d'Aran; *S. araneus*: AN: Andorra; QU: Queralbs).

Table 3: Character loadings for the three components of the principal components analysis.

Variable	I	II	III
α	0.920	—0.351	0.008
β	0.764	0.553	—0.175
γ	0.460	0.823	0.317
δ	0.351	—0.890	0.173
IAL	0.984	—0.011	—0.088
LDS	0.983	—0.063	—0.098
M_1-M_3	0.963	0.046	—0.224
LM_3	0.955	—0.115	0.017
AL	0.979	—0.093	0.142
HC	0.973	0.064	0.168

well classified. The important geographical variation of the *araneus* group species over their distribution area (Loch 1977; Hausser 1984) recommends the use of our function for the Iberian specimens, even though it includes one more variable than the formula of Hausser & Jammot (1974).

It has been demonstrated that jaw measurements are more appropriate than skull measurements to analyse morphometrical relationships between shrews (e.g. Hausser & Jammot 1974). However, a discriminant analysis on skull parameters between *S. araneus* and *S. coronatus* was performed, in order to provide supplementary information about the morphometrical differences between these two species in Spain. In spite of the restriction that the function can have for owl-pellet material, it can be easier to apply to captured animals, especially when mandibular variables are dif-

Table 4: Results of the discriminant analyses.

Sorex araneus* vs. *Sorex coronatus

Mandible

Discriminant function:
$d1 = 3.9698\,\alpha - 10.1922\,\beta - 3.7647\,\gamma + 5.9951\,\delta + 1.9362\,\mathrm{LDS} - 25.2155$
Discriminant value: *S. araneus* > —0.7006 > *S. coronatus*

		Predicted group		
Actual group	N	*S. araneus*	*S. coronatus*	% Correct
S. araneus	61	58	3	95.10
S. coronatus	32	0	32	100.00
Total	93	58	35	96.77

Skull

Discriminant function:
$d2 = -1.6867\,\mathrm{CBL} + 2.1048\,\mathrm{RL} + 4.5365\,\mathrm{SCL} - 6.3072\,\mathrm{ZW} + 0.1764$
Discriminant value: *S. araneus* > 0.1255 > *S. coronatus*

		Predicted group		
Actual group	N	*S. araneus*	*S. coronatus*	% Correct
S. araneus	35	34	1	97.10
S. coronatus	36	2	34	94.40
Total	71	36	35	95.77

Sorex coronatus* vs. *Sorex granarius

Mandible

Discriminant function:
$d3 = 0.8181\,\mathrm{ML} + 3.6415\,\mathrm{LDS} + 2.3643\,\mathrm{CH} - 44.4485$
Discriminant value: *S. coronatus* > 0.2959 > *S. granarius*

		Predicted group		
Actual group	N	*S. granarius*	*S. coronatus*	% Correct
S. granarius	63	62	1	98.40
S. coronatus	45	3	42	93.30
Total	108	65	43	96.30

ficult to measure. The analysis was performed with specimens from localities 2—6, 9 and 12—13, respectively (Tab. 1), and it furnished a function based on four variables, which classified 95.77 % of the cases correctly (Tab. 4). Three specimens were incorrectly classified, one *S. araneus* from Andorra and two *S. coronatus* from Jaca (Huesca).

In the case of *S. coronatus* and *S. granarius* the discriminant analysis on mandible measurements was carried out with specimens from localities 21—24 and 25—34, respectively (Tab. 1), and it furnished a function with three variables and with 96.30 % of correct classification (Tab. 4). Three specimens of *S. coronatus* from

Asturias (two from Noreña and one from Camuño) and one of *S. granarius* from Gredos (El Barco de Avila) were classified incorrectly. This function was applied to morphologically, geographically or even cytologically determined specimens from localities 15—20, 35—37 (Tab. 1), and gave 100 % of correct classification. Subsequently, the function was also applied to those specimens of doubtful specific determination according to their geographical origin (localities 38—48, Tab. 1). In this case, of the 17 animals from Galicia initially assigned to *S. granarius*, four (two from Montfero and two from Brandomil, La Coruña) were classified as *S. coronatus*. Likewise, 7 out of 12 presumed *S. coronatus* from Corullón (León) were determined by the function as *S. granarius*. These results can be attributed to two main causes. On the one hand, the clinal size variation observed in both species determines that in the Northwest of the Iberian Peninsula specific discrimination by means of multivariate analysis on metrical traits does not attain the degree of efficiency that is obtained when animals from allopatric areas are considered. Indeed, it has been reported that the variation of the mandibular morphometry of the species analysed is at first a function of eco-geographical conditions (Hausser et al. 1985). Since these species share the same ecological niche (Hausser 1984), they converge to a similar size in the parapatric areas. On the other hand, although the syntopy between two species of the *Sorex araneus-arcticus* group is rare (Hausser 1978; Graf et al. 1979), it could explain the presence of *S. coronatus* and *S. granarius* in the samples of Corullón and Brandomil. Similar results have been reported in other localitites from the Iberian Peninsula, such as Sedano (Niethammer 1956; Hausser 1984) and Cascajares (Brunet-Lecomte & Delibes 1988), in Burgos. Thus, it cannot be ruled out that the overlapping area of *S. coronatus* and *S. granarius* is larger than generally accepted. Our results about the presence of both species in León confirm the previous findings of Brunet-Lecomte & Delibes (1988), according to which *S. granarius* spreads further from western León to the East. Moreover, we suggest that *S. coronatus* can also have a larger distribution area, extending to the northwestern coast of Galicia. According to the data about the comparative ecology of the *Sorex araneus* complex (Hausser 1978, 1984; Hausser et al. 1985), in this extensive overlapping area *S. granarius* and *S. coronatus* must be mostly parapatric and mutually exclusive. This mutual exclusion, which is mainly a sharp altitudinal one in the mountainous areas between *S. coronatus* and *S. araneus*, remains to be analysed.

Acknowledgements

We thank Prof. Dr. Vogel and Prof. Dr. Hausser for kindly allowing us access to the collection of the Institut de zoologie et d'écologie animale in Lausanne (Switzerland); D. Julio Gisbert and Dr. R. García-Perea for providing data from the former collection of the Unidad de Zoología Aplicada (Madrid); Prof. Dr. V. Sans-Coma (Málaga) and Prof. Dr. J. Gosàlbez (Barcelona) for their useful suggestions. We also thank R. Rycroft (Barcelona) for improving the English text.

References

Brunet-Lecomte, P. & M. Delibes (1988): Étude biometrique et répartition de *Sorex coronatus* et *Sorex granarius* (Mammalia, Insectivora) dans le Nord-Ouest de l'Espagne. — Bull. mens. Soc. Linn. Lyon 57: 201—208.

Catzeflis, F., J. D. Graf, J. Hausser & P. Vogel (1982): Comparaison biochimique des Musaraignes du genre *Sorex* en Europe occidentale (Soricidae, Mammalia). — Z. Zool. Syst. EvolForsch. 20: 223—233.

García Dory, M. A. (1977): Sistemática y distribución en Asturias de los pequeños mamíferos (Insectivora, Chiroptera, Rodentia). — Sup. Cien. Bol. IDEA 22: 187—248.

Garzón-Heydt, J., S. Castroviejo & J. Castroviejo (1971): Notas preliminares sobre la distribución de algunos micromamíferos en el norte de España. — Säugetierk. Mitt. 19: 217—222.

Gisbert, J., M. J. López-Fuster, R. García-Perea & J. Ventura (1988): Distribution and biometry of *Sorex granarius* (Miller, 1910) (Soricinae: Insectivora). — Z. Säugetierk. 53: 267—275.

Gosàlbez, J., M. J. López-Fuster, M. Boada & V. Sans-Coma (1981): Sobre la presencia de *Sorex araneus* (Mammalia, Insectivora) en el Montseny (Cataluña). — P. Dept. Zool. Barcelona 7: 89—91.

Graf, J. D., J. Hausser, A. Farina & P. Vogel (1979): Confirmation du status spécifique de *Sorex samniticus* Altobello, 1926 (Mammalia, Insectivora). — Bonn. zool. Beitr. 30: 14—21.

Hausser, J. (1978): Répartition en Suisse et en France de *Sorex araneus* L., 1758 et de *Sorex coronatus* Millet, 1828 (Mammalia, Insectivora). — Mammalia 42: 329—341.

Hausser, J. (1984): Genetic drift and selection: Their respective weights in the morphological and genetic differentiation of four species of shrews in Southern Europe (Insectivora, Soricidae). — Z. zool. Syst. EvolForsch. 22: 302—320.

Hausser, J. (1990a): *Sorex coronatus* Millet, 1882 — Schabrackenspitzmaus. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas. Vol. 3/I, 279—286. Aula Verlag, Wiesbaden.

Hausser, J. (1990b): *Sorex granarius* Miller, 1909 — Iberische Waldspitzmaus. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas. Vol. 3/I, 287—289. Aula Verlag, Wiesbaden.

Hausser, J., F. Catzeflis, A. Meylan & P. Vogel (1985): Speciation in the *Sorex araneus* complex (Mammalia: Insectivora). — Acta zool. fenn. 170: 125—130.

Hausser, J., J. D. Graf & A. Meylan (1975): Données nouvelles sur les *Sorex* d'Espagne et des Pyrénées (Mammalia, Insectivora). — Bull. Soc. vaud. Sci. Nat. 72: 241—252.

Hausser, J. & D. Jammot (1974): Étude biométrique des mâchoires chez les *Sorex* du groupe *araneus* en Europe continentale (Mammalia, Insectivora). — Mammalia 38: 324—343.

Hausser, J. & N. Zuber (1983): Détermination spécifique d'individus vivants des deux espèces jumelles *Sorex araneus* et *S. coronatus*, par deux techniques biochimiques (Insectivora, Soricidae). — Revue suisse zool. 90: 857—862.

Loch, R. (1977): A biometrical study of karyotypes A and B of *Sorex araneus* L., 1758 in the Netherlands (Mammalia, Insectivora). — Lutra 19: 21—36.

López-Fuster, M. J. (1983): Sobre los géneros *Sorex* Linnaeus, 1758, *Suncus* Ehrenberg, 1833 y *Crocidura* Wagler, 1832 (Insectivora, Soricidae) en el nordeste de la Península Ibérica. — Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona. 338 pp.

López-Fuster, M. J., J. Gosàlbez & V. Sans-Coma (1985): Presencia y distribución de *Sorex coronatus* Millet, 1828 (Insectivora, Mammalia) en el NE ibérico. — P. Dept. Zool. Barcelona 11: 93—97.

López-Fuster, M. J. & J. Ventura (1987): Estudio morfométrico de *Sorex coronatus* Millet, 1828 (Mammalia, Insectivora) en el norte de la Península Ibérica y sur de Francia. — In: Sans-Coma, V., S. Mas-Coma & J. Gosàlbez: Mamíferos y Helmintos, 55—64. Edit. Ketres, Barcelona.

Meylan, A. & J. Hausser (1978): Le type chromosomique A des *Sorex* du groupe *araneus*: *Sorex coronatus* Millet, 1828 (Mammalia, Insectivora). — Mammalia 42: 115—122.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. — British Museum (Natural History), London. 1019 pp.

Niethammer, J. (1956): Insektenfresser und Nager Spaniens. — Bonn. zool. Beitr. 7: 249—295.

Niethammer, J. (1970): Über Kleinsäuger aus Portugal. — Bonn. zool. Beitr. 21: 89—118.

Nores, C. (1979): Nuevas aportaciones al conocimiento de la subfamilia Soricinae (Mammalia, Insectivora) en los distritos cantábrico y lusitano. — Tesis de Licenciatura, Universidad de Oviedo. 73 pp.

Norusis, M. J. (1988): SPSS/PC+ Advanced Statistics V2.0. — SPSS Inc, Chicago.

Rohlf, F. J. (1988): NTSYS-pc. Numerical Taxomony and Multivariate Analysis System. — Exeter Publishing, New York.

Sans-Coma, V. (1979): Beitrag zur Kenntnis der Waldspitzmaus, *Sorex araneus* Linné, 1758, in Katalonien, Spanien. - Säugetierk. Mitt. 27: 96—106.

Dra. M. J. López-Fuster, Dr. Jacint Ventura, Departament de Biologia Animal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Avinguda Diagonal, 645, 08028-Barcelona, Spain.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 339—347	Bonn, Juni 1996

The shrews of the genus *Crocidura* on Lesbos, an eastern Mediterranean Island

P. Vogel & T. S. Sofianidou

Abstract. A new sample of shrews from Lesbos was examinded in order to re-evaluate the contradictory taxonomic conclusions of earlier reports. Based on karyological analyses the syntopic occurrence of *C. leucodon* (2n=28) and *C. suaveolens* (2n=40) is proven. In addition to Crete and Krk, this is a third Mediterranean island with evidence of two sympatric species of the genus *Crocidura.* This situation weakens the hypothesis that competitive exclusion is the explanation why only one species occurs on most islands. Very low probability of island colonization by shrews, exemplified by islands without any *Crodidura*, may account for this situation at least partially.

Key words. Soricidae, chromosomes, zoogeography, competition.

Introduction

The shrews of Mediterranean islands are morphologically so different from the continental populations that for many of them a definitive taxonomical assignment was only possible based on a cytogenetic analysis. All European shrews of the genus *Crocidura* are characterised by a specific karyotype (Vogel et al. 1990), therefore erroneous assignments are practically excluded. Up to now, karyological analyses revealed that with the exception of Crete, all islands seem to be inhabited by only one species of the genus *Crocidura*: *C. russula* (2n=42) occurs on Sardinia (Catzeflis 1983), Ibiza (Catalan 1984, Poitevin et al. 1986) and Pantelleria (Vogel et al. 1992); *C. suaveolens* (2n=40) on Corsica (Catalan & Poitevin 1981, Catalan 1984), Cyprus and Lesbos (Catzeflis 1983, Catzeflis et al. 1985). Menorca (Catalan 1984, Poitevin et al. 1988), and Crete (Vogel 1986); *C. sicula* (2n=36) is an endemic species of Sicily (Vogel 1988) and Gozo (Vogel et al. 1990), and *C. zimmermanni* (2n=38) an endemic species of Crete (Vogel 1986).

This particular biogeographical distribution is the result of historical events (speciation and dispersal) and ecological processes (environmental conditions and interspecific competition). One important point of the history was shown by Alcover (1982) and Vigne & Alcover (1985), who concluded from chronological sequences of remains at archaeological sites that the shrews of the islands were passively introduced by man after the last glaciation (exceptions see Vogel et al. 1990). According to Poitevin et al. (1986, 1987) and Catalan et al. (1988), the almost allopatric distribution of the species is explained by increased competition and mutual exclusion. This could be demonstrated in south European continental populations of *C. russula* and *C. suaveolens.* The former is the more successful competitor in dry, unpredictible environmental conditions, the latter in humid and more stable habitats. This could explain why the more arid Sardinia and Ibiza are occupied by *C. russula*, the more humid Corsica and Menorca by *C. suaveolens* (Catalan et al. 1988). The only ascertained exception of allopatric distribution is Crete (Vogel et al. 1986) exemplifying the historical aspect as well as the ecological process. The endemic *C. zimmermanni* has been eliminated in the lowlands by *C. suaveolens*, which arrived during the Minoan period (Reumer & Payne 1986). However, in the harsh ecological conditions of the mountains, for which *C. zimmermanni* seems to be well adapted, the endemic shrew is more common than the introduced competitor (Vogel et al. 1986).

In this context the island of Lesbos, for which Niethammer (1989) mentioned two *Crocidura* species, remains a problem. Ondrias (1969) analysed two specimens from this island and assigned them to the Ussuri white-toothed shrew *C. lasiura lasia*. The taxon *lasia* was originally described as a subspecies of the bicoloured white-toothed shrew *C. leucodon lasia* Thomas, 1906 from Trabzon on the Turkish mainland. According to Felten et al. (1973) the author elevated this taxon 1907 to species rank, but Ellermann & Morrison-Scott (1966) listed it as a subsepcies of *C. lasiura*. However, Catzeflis et al. (1985) showed by karyological and enzymatic analyses of shrews from the type locality Trabzon, that *lasia* ist in fact a subspecies of *C. leucodon*, as supposed initially by Thomas (1906). In order to unravel the problem of the shrews of Lesbos, Catzeflis analysed a sample of 11 shrews from Mytilini. With a karyotype of 2n=40 these shrews turned out to belong to *C. suaveolens*. Because ot the general occurrence of only one *Crocidura* species on Mediterranean islands and their high metric variability in the eastern Mediterranean region, Catzeflis et al. (1985) presumed that the specimens of Ondrias (1969) were misidentified. But the identity of the two samples was never confirmed. According to R. Hutterer (pers. comm.) the published measurements of the skulls indicate the existence of two sympatric species on Lesbos. Based on a sample from owl pellets, F. Poitevin (pers. comm.) arrived at the same conclusion. In a synthesis of the taxonomy of the Mediterranean shrews, Vogel et al. (1990) concluded that the situation on Lesbos needs further analysis including karyological techniques. This was done in the present study.

Material and methods

Thirty Longworth traps were set during two nights (8./9. and 10./11. 8. 1990) in Anemotia (Lesbos, Greece) the locality already sampled by Ondrias (1969). The result were 3 relatively small, dark shrews and 4 bigger shrews of contrasting dorsoventral colour. The chromosomes were prepared from bone marrow (Baker et al. 1982) and the karyotype stained with Giemsa an G-banded according to Seabright (1971).

Results

Morphology:

The bigger individuals, with a condylo-basal length of more than 19.0 mm (Table 1), showed a karyotype of 2n=28 (Fig. 1) and thus belong to *C. leucodon*. In accordance with Zima & Král (1984) this karyotype has 3 pairs of metacentrics (No 4, 6, 11), 5 pairs of submentacentris (No 1, 2, 3, 7, 9) and 5 pairs of subtelocentrics (No 5, 8, 10, 12, 13). The X chromosome is a submetacentric, the Y chromosome is a small acrocentric. The banding patterns agree quite well with that reported by Grafodatsky et al. (1987, Fig. 3), with the exception of a possible inversion of the pairs 8/9 and 10/11. The colour of the fur is that of the typical bicoloured white-toothed shrew,

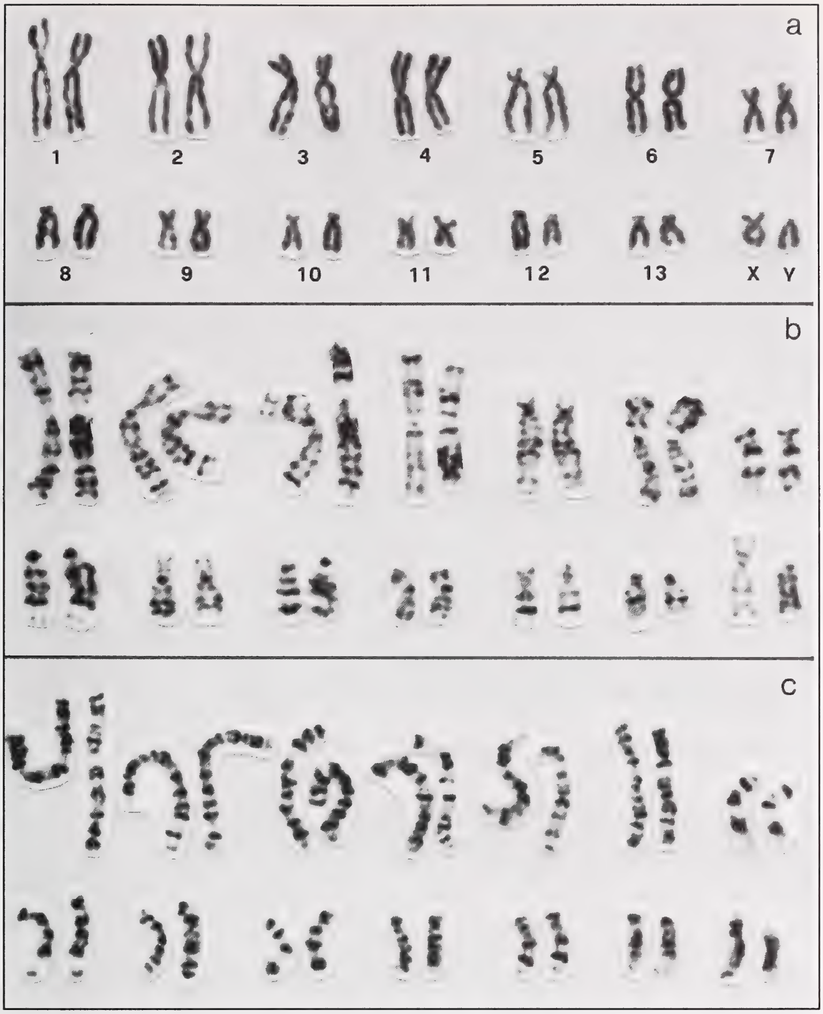


Fig. 1: Karyotype (2n=28) of *C. leucodon* from Lesbos (male, IZEA 3929) presented according to Grafodatsky et al. (1987); a) conventional staining; b, c) G-banding pattern.

dark on the back and very bright on the belly (Fig. 2a, 3). The feet are white. The tail is darker dorsally than ventrally, but not as bicoloured as in the continental form. The smaller shrews, with a condylo-basal length of less than 18 mm (Table 1), showed a karyotype of 2n=40, typical of *C. suaveolens.* The colour is relatively uniform (Fig. 2b, 3).

Ecology:

The village Anemotia, situated at 300 m, lies in a fertile gentle trough between hills (Fig. 4). The traps were set in farm land along hedges separating trails from cultures,

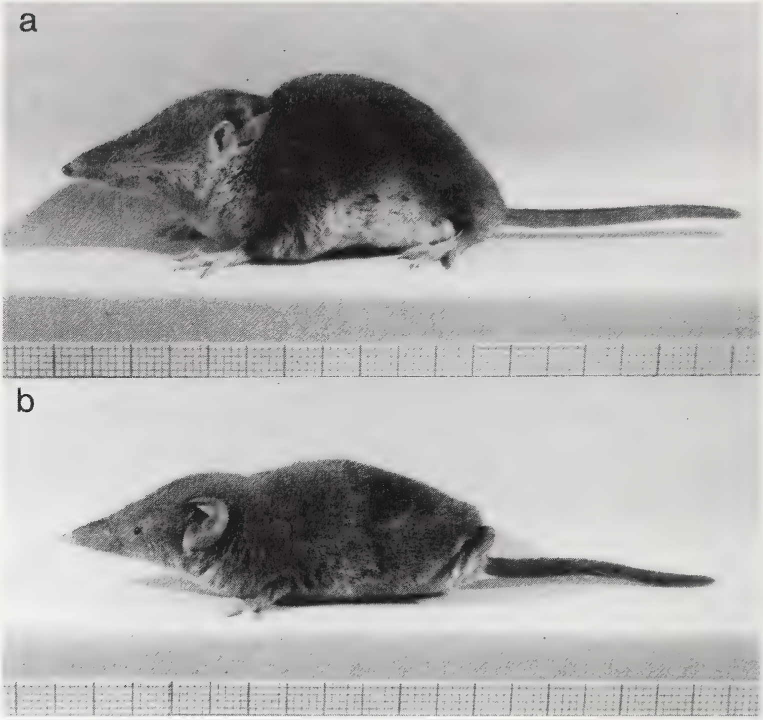


Fig. 2: Shrews from Lesbos: a) *C. leucodon* (IZEA 4153); b) *C. suaveolens* (IZEA 4154).

but also along irrigation pipes, inducing a more luxurious vegetation. In this type of habitat we captured twice both species in neighbouring traps 5 to 10 m apart from each other. Obviously, the two species occur not only in syntopy, but even at a similar frequency (3:4)

Discussion

For the first time our karyological results show unequivocally the occurrence of *C. leucodon* on a Mediterranean island. Moreover, they clearly prove that on the island of Lesbos two *Crocidura* species, *C. leucodon* and *C. suaveolens*, live in syntopy and thus confirm the morphological interpretations of Hutterer (1993) and Poitevin (1994).

Figure 3 and table 1 allow a comparison of our shrews with samples from Turkey and continental Greece. Following Ondrias (1969), *C. leucodon* from Lesbos is as big as *C. leucodon lasia.* But the latter is characterized by a dark belly, dark feet and a monochrome dark tail, whereas the former has a bright belly like the typical form of continental Greece. As regards *C. suaveolens*, the population from Lesbos and from continental Greece (region of Thessaloniki) are similar in size and colour. They are much smaller than the very peculiar Turkish *C. suaveolens monacha.* However, the similarity with the population of the Greek mainland tells nothing about the origin of our island populations, which most probably stem from the close Turkish

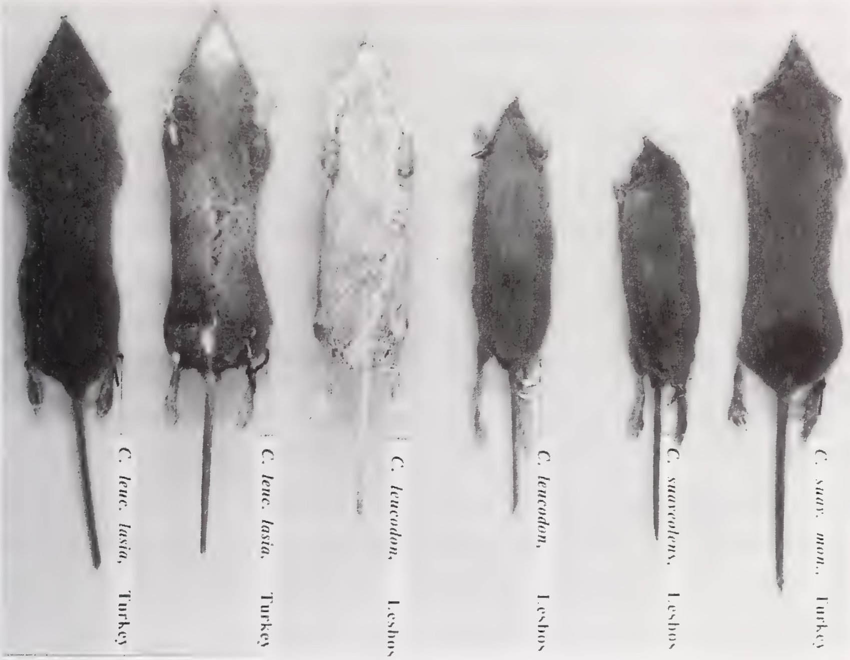

C. leuc. lasia, Turkey
C. leuc. lasia, Turkey
C. leucodon, Lesbos
C. leucodon, Lesbos
C. suaveolens, Lesbos
C. suav. mon., Turkey

Fig. 3: Comparison of skins of *C. suaveolens* and *C. leucodon* from Lesbos with specimens from continental Greece and Turkey. References according to Table 1 (from left to right: IZEA X1349, X1337, 4153, 3923, 3924, X1321).

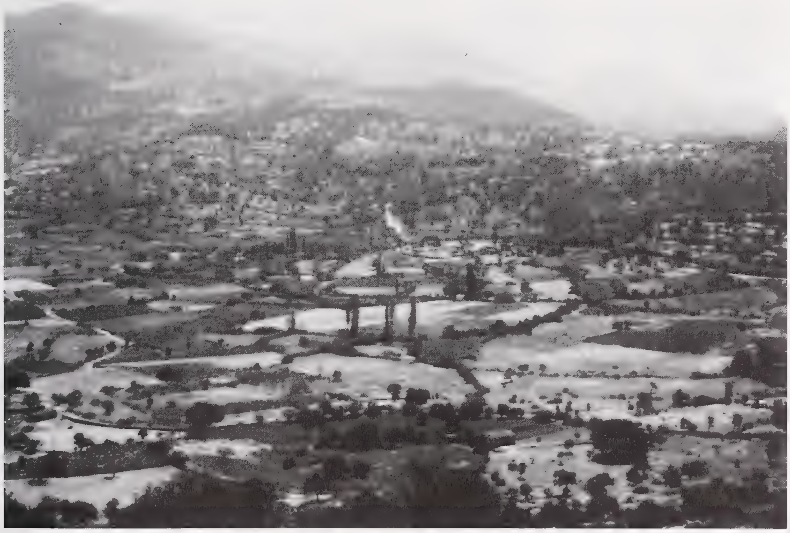


Fig. 4: The fertile agricultural landscape of Anemotia (Lesbos) in August.

mainland which is only 10 km away. In Turkey both species are found in different morphological forms which, according to Felten et al. (1973), seem to have a mosaic-like distribution. The comparison of the skins (Fig. 3) clearly shows the intraspecific variation of colour and size in both species and explains the difficulty of taxonomic identification based on morphological characters alone.

The most interesting problem is the question of co-existence of two species on the same island. In Crete, the endemic *C. zimmermanni* and the introduced *C. suaveolens* have occured in sympatry and partial syntopy for at least 3500 years. With Lesbos a second island is known, where two species live in sympatry and synopty. Moreover, *C. suaveolens* and *C. leucodon* seem also to occur on the Yugoslavian island Krk (Trvkovic et al. 1985). Is this fact compatible with the hypothesis of competitive exclusion mentioned in the introduction? Three alternative hypotheses are put forward to explain the present situation:

— The first one postulates that Lesbos was colonized rather recently and simultaneously by the two species, most probably from Turkey. Therefore, the competitive exclusion may work only in the future, perhaps during a severe climatic deterioration which may restrict the ecological conditions and reduce niche width. The island Chios could serve as a model. In an analysis of a Holocene fauna, Besenecker et al. (1972) found fossil remains of *C. suaveolens* and *C. lasia* (= *C.*

Table 1: Some measurements (in g and mm) of shrews from Lesbos. For comparison, samples from Thessaloniki (Epanomi and Gephyra) and *C. suaveolens monacha* and *C. leucodon lasia* from Trabzon (specimens shown in Fig. 3) are also given. Abbreviations: CBL condylobasal length, HB head-body length, HF hindfoot length, TL tail length.

Locality	Species	N°-Coll.	Sex	Mass	HB	TL	HF	CBL
Anemotia/Lesbos	*C. leuc.*	IZEA 3923	m	8.6	72	45	13.0	19.8
Anemotia/Lesbos	*C. leuc.*	IZEA 3939	m	9.1	74	36	13.0	20.3
Anemotia/Lesbos	*C. leuc.*	IZEA 4153	m	13.0	79	43	13.0	20.6
Anemotia/Lesbos	*C. suav.*	IZEA 3924	m	6.0	66	46	12.0	17.8
Anemotia/Lesbos	*C. suav.*	IZEA 3930	m	5.7	62	39	12.0	17.2
Anemotia/Lesbos	*C. suav.*	IZEA 4145	m	7.5	72	44	12.0	17.9
Gephyra - GR	*C. leuc.*	BG - 1941	f	9.0	71	38	12.4	19.2
Gephyra - GR	*C. leuc.*	BG - 1942	f	10.0	73	39	12.4	19.1
Gephyra - GR	*C. leuc.*	BG - 1954	m	11.0	75	41	13.3	20.2
Gephyra - GR	*C. leuc.*	BG - 1965	f	10.0	78	37	12.6	19.0
Gephyra - GR	*C. leuc.*	BG - 1969	f	9.0	80	38	12.8	19.4
Gephyra - GR	*C. leuc.*	BG - 1989	m	9.0	75	40	12.7	19.6
Gephyra - GR	*C. leuc.*	BG - 1990	f	9.0	78	44	12.8	19.6
Epanomi - GR	*C. suav.*	IZEA 3911	f	5.0	65	41	11.0	17.4
Epanomi - GR	*C. suav.*	IZEA 3914	m	6.7	64	42	11.0	17.4
Epanomi - GR	*C. suav.*	IZEA 3916	f	9.0	71	39	11.5	16.9
Epanomi - GR	*C. suav.*	IZEA 3917	m	6.5	66	46	11.0	17.2
Epanomi - GR	*C. suav.*	IZEA 4155	f	8.1	74	44	12.0	17.7
Epanomi - GR	*C. suav.*	IZEA 4156	f	5.3	65	42	11.0	17.1
Trabzon - TR	*C. l. lasia*	IZEA X1337	m	14.0	90	46	14.5	21.1
Trabzon - TR	*C. l. lasia*	IZEA X1349	f	11.6	90	42	13.0	20.1
Trabzon - TR	*C. s. mon.*	IZEA X 1321	m	11.5	87	48	15.0	19.2

leucodon) in the same cave. According to Kock (1974), only *C. suaveolens* lives on Chios at present. This means that we have here one of the rare cases where the extinction of one shrew occurred in the presence of a potential sympatric competitor. However, it cannot be excluded that the lack of recent observations is due to the scarcity of the second species.

— The second hypothesis admits that *C. leucodon* is not in strong competition with the smaller *C. suaveolens* and that a coexistence does not lead to exclusion. Vohralík & Sofianidou (1987) stated for Macedonia: "In the lower altitude we collected it [*C. leucodon*] both on the outskirts of the villages (Lagadas, Lagadikia) and in open landscape (Gephyra), always together with *C. suaveolens* which predominated numerically." In comparison, *C. russula* may be a much stronger competitor, because on the continent, syntopy with other congeneric species rarely occurs and on a local scale, this species is often parapatric with *C. suaveolens* (Niethammer 1979, Poitevin et al. 1986, 1987) or *C. leucodon* (Meylan 1967, Frank 1984).

— As a third hypothesis, it may be possible to explain the monospecific occurrence of *Crocidura* on many Mediterranean islands as a consequence of a stochastic and very low immigration probability. As an example, the island of Mallorca has never been colonized by *Crocidura*, whereas Menorca was colonized by *C. suaveolens*, and Ibiza by *C. russula* (Alcover 1982). If the immigration probability is really very low, then competitive exclusion may play a smaller role in the explanation of the almost exclusive distribution of shrews on Mediterranean islands than formerly suggested.

A final conclusion on the value of these hypotheses will only be possible when we know more about the probability of single and multiple colonizations as well as extinction probability to test deviation from a random distribution of the shrews on Mediterranean islands.

Acknowledgements

We would like to thank Anne-Marie Mehmeti and Patrick Moratal (Lausanne) for technical assistance and V. Vohralík (Prague) for the data of *C. leucodon* from Gephyra. We are also grateful to J. Hausser (Lausanne), R. Hutterer (Bonn), G. Peters (Bonn) and M. Ruedi (Lausanne) for improvements of the manuscript.

Zusammenfassung

Neue Spitzmausfänge von der Insel Lesbos wurden analysiert, um die widersprüchlichen Folgerungen früherer Arbeiten abzuwägen. Dank einer karyologischen Untersuchung kann gezeigt werden, daß *C. leucodon* ($2n=28$) und *C. suaveolens* ($2n=40$) syntop vorkommen. Nach Kreta und Krk ist Lesbos somit eine dritte Mittelmeerinsel, die von zwei sympatrischen *Crocidura*-Arten bewohnt ist. Diese Tatsache schwächt die Hypothese vom Konkurrenz-Ausschlußprinzip, mit welcher bisher erklärt wurde, warum auf Mittelmeerinseln in der Regel nur eine *Crocidura*-Art lebt. Inseln wie Mallorca, auf denen bisher keine *Crocidura*-Arten Fuß faßten, zeugen von einer sehr geringen Kolonisationswahrscheinlichkeit, die vermutlich für diese Situation mitverantwortlich sein dürfte.

References

Alcover, J. A. (1982): Note on the origin of the present mammalian fauna from the Balearic and Pityusic islands. — Misc. Zool. 6. (1980): 141—149.

Baker, R. J., N. W. Haiduk, L. W. Robbins, A. Cadena & B. F. Koop (1982): Chromosomal studies of South American bats and their systematic implications. Special Publ. Pymatuning Lab. Ecol. 6: 303—327.

Besenecker, H., F. Spitzenberger & G. Storch (1972): Eine holozäne Kleinsäuger-Fauna von der Insel Chios, Aegäis. — Senckenbergiana biol. 53: 145—177.

Catalan, J. (1984): Application de méthodes génétiques à la systématique des musaraignes (Soricidés) de l'Europe méridionale. — Diplôme EPHE, Montpellier.

Catalan, J. & F. Poitevin (1981): Les Crocidures du Midi de la France: leurs caractéristiques génétiques et morphologiques; la place des populations corses. — C. R. Acad, Sc. Paris 292, sér. III: 1017—1020.

Cataln, J., F. Poitevin, R. Fons, S. Guerasimov & H. Croset (1988): Biologie écolutive des populations ouest-européennes de crocidures (Mammalia, Insectivore). III. Structure génétique des populations continentales et insulaires de *Crocidura russula* (Hermann, 1780), et de *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811). Mammalia 52: 387—400.

Catzeflis, F. (1983): Analyse cytologique et biochimique des Crocidures de l'île de Chypre (Mammalia, Insectivora). — Rev. suisse Zool. 90: 407—415.

Catzeflis, F., T. Maddalena, S. Hellwing & P. Vogel (1985): Unexpected findings on the taxonomic status of the East Mediterranean *Crocidura russula* auct. (Mammalia, Insectivora. — Z. Säugetierkunde 50: 185—201.

Ellerman, J. R. & T. C. S. Morrison-Scott (1966): Checklist of Palaearctic and Indian mammals, 1758 to 1946. 2 d. Trustees Brit. Mus. (Nat. Hist.) London.

Felten, H., F. Spitzenberger & G. Storch (1973): Zur Kleinsäugerfauna West-Anatoliens. Teil II. — Senckenbergiana biol. 54: 224—290.

Frank, F. (1984): Zur Arealverschiebung zwischen *Crocidura russula* und *C. leucodon* in NW-Deutschland und zum wechselseitigen Verhältnis beider Arten. — Z. Säugetierkunde 49: 65—70.

Grafodatsky, A. S., S. I. Radzhabli, A. V. Sharshov & M. V. Zaitsev (1987): Karyotypes of five *Crocidura* species of the USSR Fauna. — Tsytologya 30: 1247—1255.

Hutterer, R. (1993): Order Insectivora. — pp. 69—130 in: Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. (D. E. Wilson & D. A. M. Reeder, eds.). Smithsonian Inst. Press, Washington.

Kock, D. (1974): Zur Säugerfauna der Insel Chios, Aegäis. — Senckenbergiana biol. 55: 1—19.

Maddalena, T. (1990): Systematique, évolution et biogéographie des musaraignes Paléarctiques et Afrotropicales de la sous-famille des Crocidurinae: une approche génétique. — Thèse, Univ. Lausanne, Suisse.

Meylan, A. (1967): Les petits mammifères terrestres du Valais central. — Mammalia 31: 225—245.

Niethammer, J. (1979): Arealveränderungen bei Arten der Spitzmausgattung *Crocidura* in der Bundesrepublik Deutschland. — Säugetierkundl. Mitt. 40: 132—144.

Niethammer, J. (1989): Gewöllinhalte der Schleiereule (*Tyto alba*) von Kos und Südwestanatolien. — Bonn. zool. Beitr. 40: 1—9.

Ondrias, J. C. (1969): Die Ussuri-Groß-Spitzmaus, *Crocidura lasiura* Dobson, 1890, der Aegäischen Insel Lesbos. — Z. Säugetierkunde 34: 353—358.

Poitevin, F. (1994): Les Musaraignes du genre *Crocidura* en Méditerranée. — Arvicola 6: 3—4.

Poitevin, F., J. Catalan, R. Fons & H. Croset (1986): Biologie évolutive des populations ouest-européennes de crocidures (Mammalia, Insectivora). I — Critères d'identification et répartition biogéographique de *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811). — Rev. Ecol. (Terre Vie) 41: 299—314.

Poitevin, F., J. Catalan, R. Fons & H. Croset (1987): Biologie évolutive des populations ouest-européennes de crocidures (Mammalia, Insectivora). II — Ecologie comparée de *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et de *Crocidura suaveolens* (Pallas 1811) dans le midi de la France et en Corse: Rôle probable de la compétition dans le partage des milieux. — Rev. Ecol. (Terre Vie) 42: 39—58.

Reumer, J. W. F. & S. Payne (1986): Notes on the Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Crete. II. The shrew remains from Minoan and classical Kommos. — Bonn. zool. Beitr. 37: 173—182.

Seabrigth, M. (1971): A rapid banding technique for human chromosomes. — Lancet 2, ii: 971.

Thomas, O. (1906): New insectivores and voles collected by A. Robert near Trebizond. — Ann. Mag. nat. Hist. 17 (7): 414—421.

Trvtkovic, N., B. Dulic & M. Mrakovicic (1985): Distributrion of Insectivora and Rodentia on the north-east Adriatic coast (Yugoslavia). — Acta zool. Fennica 170: 201—203.

Vigne, D. & J. A. Alcover (1985): Incidence des relations historiques entre l'homme et l'animal dans la composition actuelle du peuplement amphibien, reptilien et mammalien des îles de Méditerranée occidentale. — 110ème Congr. nat Soc. sav., Montpellier, Sc., fasc. 2: 79—91.

Vogel, P. (1986): Der Karyotyp der Kretaspitzmaus *Crocidura zimmermanni* Wettstein, 1953 (Mammalia, Insectivora). — Bonn. zool. Beitr. 37: 35—38.

Vogel, P. (1988): Taxonomical and biogeographical problems in Mediterranean shrews of the genus *Crocidura* (Mammalia, Insectivora) with reference to a new karyotype from Sicily (Italy). — Bull. Soc. vaud. Sci. nat. 79: 39—48.

Vogel, P., T. Maddalena & F. Catzeflis (1986): A contribution to the taxonomy and ecology of shrews (*Crocidura zimmermanni* and *C. suaveolens*) from Crete and Turkey. — Acta Theriol. 31: 537—545.

Vogel, P., T. Maddalena & P. J. Schembri (1990): Cytotaxonomy of shrews of the genus *Crocidura* from Mediterranean islands. — Vie Milieu 40: 124—129.

Vohralík, V. & T. Sofianidou (1987): Small mammals (Insectivora, Rodentia) of Macedonia, Greece. — Acta Univ. Carolinae — Biologica 1985: 319—354.

Zima, J. & B. Král (1984): Karyotypes of European Mammals I. — Acta Sc. Nat. Brno, 18: 1—51.

Dr. Peter Vogel, Institut de Zoologie et d'Ecologie animale, Université de Lausanne, CH-1015 Lausanne, Switzerland. — Dr. Theodora S. Sofianidou, Department of Zoology, Aristotelian University, Thessaloniki, Greece.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 349—358	Bonn, Juni 1996

Hibernation of bats in underground shelters of central and northeastern Poland

Elżbieta Fuszara, Marek Kowalski, Grzegorz Lesiński &
Jakub Paweł Cygan

Abstract. Twelve species of bats were found to hibernate in underground shelters of central and northeastern Poland. The dominant species were: *Myotis nattereri* (31.0 %), *Myotis myotis* (25.7 %), *Barbastella barbastellus* (17.5 %) and *Myotis daubentoni* (17.1 %). Species composition and dominance varied in regard to shelter type. Numbers of the dominant species varied within one hibernation period. No distinct trends were recorded for the variation in numbers of the bats during the study period. The number of species and maximum numbers of individuals were positively correlated with corridor length. Many hibernacula (about 58 %) contained less than 5 individuals for each survey. Nine of all shelters surveyed (total 119) were considered as important for bat protection (the maximum numbers there exceeded 100 individuals per shelter).

Key words. Chiroptera, hibernation, Poland.

Introduction

Data on bat hibernation in central and northeastern Poland are scarce and usually concern only small isolated areas (Wałecki 1881; Krzanowski 1959, 1961; Bartosz & Markowski 1972; Ruprecht 1976; Kowalski & Lesiński 1988; Kasprzyk & Fuszara 1992). The forts at the Modlin fortress are the best known hibernation sites. Here species composition and dynamics of numbers within a hibernation period were studied (Lesiński 1980, 1986, 1991). Studies on species composition and changes in bat numbers over many years have also taken place at the Szachownica cave on the Wieluń Upland (Lesiński 1983; Kowalski & Lesiński 1991). The purpose of this study was to determine:

- species composition and dominance of hibernating bats in different underground shelters
- regional differences in the characteristics mentioned above
- changes in numbers of some species within a hibernation period
- population trends of individual species based on long-term change in the number of hibernating individuals in underground shelters
- sites important for bat protection.

Study area

The study area covered about 100.000 km² (Fig. 1). It was mainly comprised of a lowland and lake district to the north and a belt of uplands to the south. Height above sea level varied between 100 and 300 m. The average January temperature in the study area ranged from —2.5° C to —5° C.

The sites under study (119 shelters) were unevenly distributed and frequently formed groups with up to 19 shelters (Fig. 1). For purposes of this study the winter shelters were classified

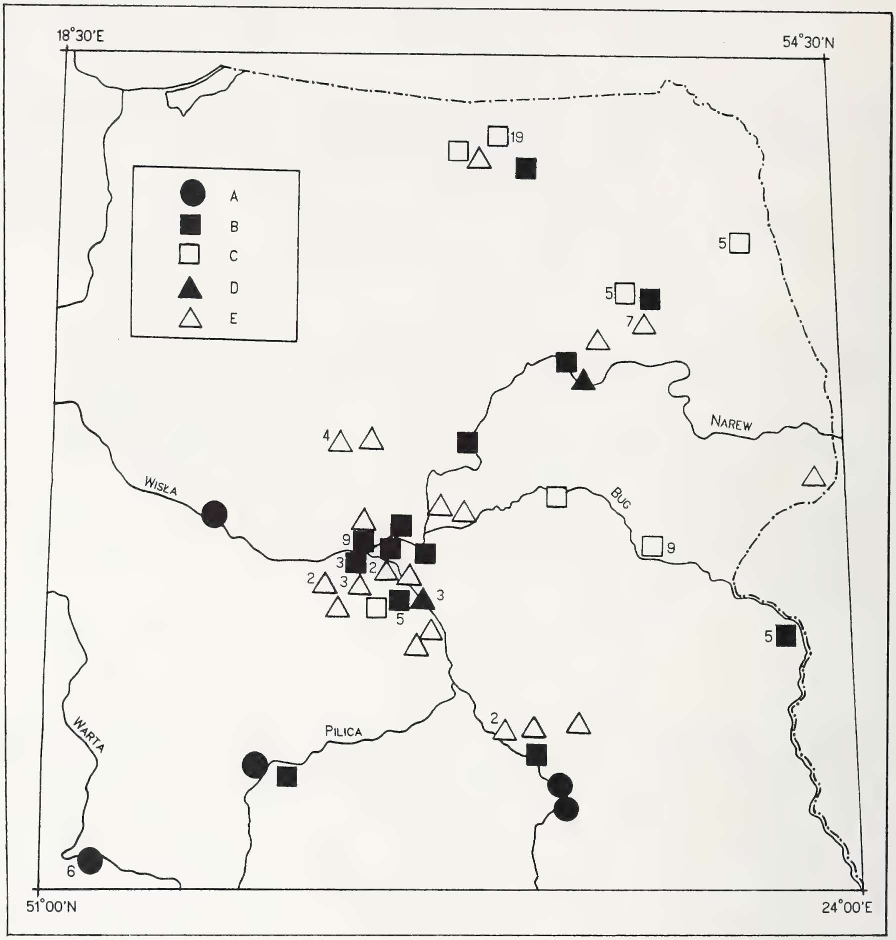


Fig. 1: Distribution of winter shelters studied within central and northeastern Poland. A — caves, B — forts, C — bunkers, D — large cellars, E — small cellars. Some shelters were grouped and their numbers are given.

into 5 categories taking into account their size, presence of corridors, and origin of shelter (numbers of shelters studied are presented in brackets):

1. Caves (10). Natural caves occurred only within the southern part of the study area. Six limestone caves were studied — five of them were 26—100 m in length (Szelerewicz & Górny 1986) and one was much longer (length of corridors over 1000 m according to Głazek et al. 1978). The last one comprised natural corridors as well as large spaces formed in the process of stone exploitation. The remaining four caves were artificial and originated from an exploitation of lime or sandstone.

2. Bunkers (41). The bunkers were small, concrete, one or two floor military structures without corridors.

3. Forts (31). The forts consisted of corridors and rooms of different sizes, located mainly above the ground level and covered by a layer of soil. They had many entrances causing a strong air circulation within the corridors. Similar to bunkers, forts were constructed from

concrete or brick. Those situated in cities were built exclusively of brick what made them similar to large cellars.

4. Small cellars (33). Cellars classified within this category were located close to buildings and were composed of one or several rooms situated under or outside buildings.

5. Large cellars (4). These cellars had a complicated system of corridors. Their origin varied but they were characterized by considerably long corridors (over 50 m) and location below ground level. Their walls were usually built of brick.

The southern part of the study area differs from the rest in respect of the occurrence of particular shelter types. There are almost all caves (with the exception of one small cave), but bunkers and large cellars are absent.

Methods

The study was conducted during bat hibernation periods (October—April) between 1979—1993. Species and number of individuals inhabiting the particular shelter were determined mostly without removing the bats from shelter walls. Changes in numbers within a hibernation period were determined for four species (*Myotis myotis*, *Myotis nattereri*, *Myotis daubentoni*, *Barbastella barbastellus*) in winter shelters inhabited by them in the highest numbers:

- cave Bochotnica (1987—1993) for *Myotis* species,
- large cellars and fort in Warsaw (1987—1993) for *M. nattereri* and *M. daubentoni*,
- forts near Modlin (1979—1982 and 1989—1990) for *M. myotis*, *M. daubentoni* and *B. barbastellus*.

These observations were made from September to April twice a month.

Long-term changes in numbers were determined for five species: *M. myotis*, *M. nattereri*, *M. daubentoni*, *Plecotus auritus* and *B. barbastellus*. For this purpose ten shelters (2 caves, 1 large cellar and 7 forts) were inspected over two periods: 25 Nov.—10 Dec. and 29 Jan.—15 Feb. in 1987—1993. Species diversity of bats in particular shelter types was determined using the Shannon-Weaver species diversity index (H')

$$H' = -\sum (n_i/N) \ln(n_i/N)$$

where n_i is the number of a given species and N is the number of all species.

Results

During the 14-year study of bat hibernation in underground shelters of central and northeastern Poland 12 species were noted: large mouse-eared bat (*Myotis myotis*), Bechstein's bat (*Moytis bechsteini*), Natterer's bat (*Myotis nattereri*), whiskered bat (*Myotis mystacinus*), Brandt's bat (*Myotis brandti*), pond bat (*Myotis dasycneme*), Daubenton's bat (*Myotis daubentoni*), northern bat (*Eptesicus nilssoni*), serotine bat (*Eptesicus serotinus*), brown long-eared bat (*Plecotus auritus*), grey long-eared bat (*Plecotus austriacus*) and barbastelle bat (*Barbastella barbastellus*) (Table 1). The dominant species in the study area were *M. nattereri* and *M. myotis*, while *B. barbastellus* and *M. daubentoni* occurred frequently. *P. auritus* inhabited the highest number of shelters (74 shelters).

The dominant species in caves were *M. myotis* and *M. nattereri*, in forts and bunkers — *B. barbastellus*, in small cellars — *P. auritus*, in large cellars — *M. nattereri* (Table 1). The highest species richness and species diversity were noted in caves (Table 1).

About 60 % of the total number of bats were observed in caves. All *M. bechsteini* and *M. mystacinus* and almost all *M. brandti* and *M. myotis* occurred there. The majority (over 50 %) of *M. dasycneme*, *M. nattereri* and *P. auritus* were recorded in caves.

Table 1: Dominance structure (%) of bat communities within different shelter types. N — total number of encounters, H' — Shannon-Weaver index of species diversity.

Species	All shelters N=28 753	Caves N=17 483	Bunkers N=141	Forts N=8608	Small cellars N=231	Large cellars N=2290
M. myotis	25.70	40.26	0	3.43	0	2.31
M. bechsteini	0.18	0.31	0	0	0	0
M. nattereri	31.03	39.13	3.55	5.76	2.60	68.78
M. mystacinus or *M. brandti*	1.86	3.04	0	0.05*	0.43*	0
M. dasycneme	0.18	0.23	0	0.10	0.43	0
M. daubentoni	17.10	7.61	2.84	34.55	26.00	23.93
E. serotinus	0.77	0.59	0.71	1.34	0	0
E. nilssoni	0.08	0.01	11.35	0.07	0	0
P. auritus	5.46	5.58	29.08	3.67	60.61	4.28
P. austriacus	0.15	0.02	0	0.27	7.36	0
B. barbastellus	17.49	3.22	52.48	50.77	2.60	0.70
H'	1.63	1.37	1.20	1.20	1.08	0.86

* — only *M. brandti*

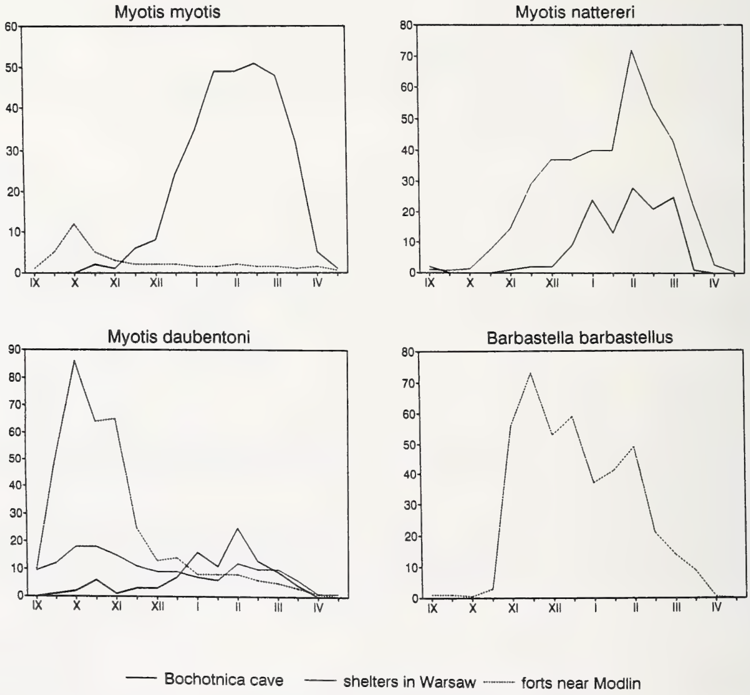


Fig. 2: Changes in numbers of four bat species within a hibernation period at different hibernation sites.

The distribution of some species was limited only to a part of the study area. *M. bechsteini* and *M. mystacinus* occurred exclusively, and *M. brandti* was considerably more numerous in the southern part of the study area. The absence of *M. myotis* and *P. austriacus* was noted in the north. *E. nilssoni* avoided the central part.

Bat species dominance in the southern part of the study area strongly depended on the dominance noted in caves, because they contained the majority of bats occurring in this part. *M. myotis* and *M. nattereri* formed about 78 % of the individuals there. The shelters of the remaining area were inhabited mostly by *B. barbastellus* (38.9 %), *M. daubentoni* (32.3 %) and *M. nattereri* (18.9 %).

Data on numbers of bats within one hibernation period showed differences in dynamics between species. In case of two species various dynamics in different types of hibernation sites were noted. *M. myotis* and *M. daubentoni* attained their peak numbers early (during October) in forts and late (during February) in the Bochotnica cave. *M. nattereri* was the most numerous found in February in the Bochotnica cave, as well as in the large cellar in Warsaw. *B. barbastellus* occurred in the highest numbers in November (data for the Modlin forts only) (Fig. 2). Changes in numbers between 1987—1993 for five bat species showed many fluctuations. Distinct trends were not found but it is possible that *B. barbastellus* slightly increased and *P. auritus* decreased in numbers (Fig. 3).

The studied shelters differed distinctively in regard to numbers of hibernating bats. 58 % of the shelters (mainly bunkers and small cellars) had no more than 5 individuals per observation. However, in 9 shelters the maximum numbers exceeded 100 individuals in each (Table 2). A significant positive statistical relationship between the number of species and corridor length was established ($r = 0.71$, $n = 36$, $p < 0.05$), as well as between the maximum number of hibernating bats and corridor length ($r = 0.75$, $n = 36$, $p < 0.05$).

Table 2: The maximum number of bats noted in the most important bat hibernation sites of central and northeastern Poland.

Site	Max. N	Date
Szachownica (cave)	1477	7. 3. 1987
Osowiec (fort)	344	20. 3. 1993
Konewka (fort)	297	10. 12. 1993
Strubiny (fort)	200	13. 2. 1991
Fosa (cellar)	166	30. 12. 1992
Drozdowo (cellar)	157	2. 12. 1992
Bochotnica (cave)	132	9. 2. 1991
Goławice I (fort)	128	12. 12. 1992
Błogosławie (fort)	109	5. 12. 1993

Discussion

The absence of *M. myotis, M. bechsteini* and *P. austriacus* in the northern part of the study area is a result of their limited geographical range (Ruprecht 1983). *M. mystacinus* and *M. brandti* were recorded more frequently in the southern part of the study area which reflects their higher densities in southern Poland (Ruprecht 1983).

E. nilssoni is a boreal species occurring mainly in northern and eastern Poland, but also in southern uplands and mountains. Therefore, its range covers the edges of the study area.

The majority of bats were registered in the largest and most easily found shelters. Small underground shelters surveyed represented only a small portion of possible sites of this type inhabited by bats. Taking this into account, one can expect that the frequency of the species inhabiting this type of shelter (*P. auritus*, *M. daubentoni* and *P. austriacus*) is considerably higher than was found in this study. Therefore the most common species in the study area probably are: *M. nattereri*, *M. myotis*, *M. daubentoni*, *B. barbastellus* and *P. auritus.*

Dominance of *M. myotis* and *M. nattereri* in cave communities reported in the study area is not a common phenomenon. It is true that *M. myotis* dominated in some cave communities in Germany (Gauckler & Kraus 1963; Feldmann 1973) and Czechoslovakia (Baiuerová & Zima 1988), but *M. nattereri* represented only a small percentage of those communities. Sometimes the dominant species were *M. daubentoni* (Masing 1983; Józa & Kareš 1986; Degn 1987) or *B. barbastellus* (Gaisler et al. 1981; Danko & Mihók 1988). Apart from single exceptions in underground shelters of Germany (Schröder 1984; Heise 1989) and Denmark (Jensen & Baagøe 1984), the proportion of *M. nattereri* in bat communities inhabiting other large European hibernation sites was considerably lower than in our study area.

Frequent occurrence of bats of the genus *Plecotus* in small cellars recorded in the study area were observed in other regions of Poland. *P. auritus* inhabited cellars in the east (Ruprecht 1976) and *P. austriacus* in the south (Haitlinger 1976), the latter similar to Czechoslovakia (Gaisler et al. 1981). However, another characteristic of the small cellars studied is also the relatively frequent occurrence of *M. daubentoni* and *M. nattereri.*

The dominance of *B. barbastellus* in military sites (forts, bunkers) described in this paper is commonly noted in central Europe. This has been observed in Bohemian forts (Rybář 1975; Sklenář 1981; Řehák 1992), the region of Kalliningrad and in Lithuania (Masing & Buša 1983). Relatively low air temperatures in winter characteristic of the studied forts and bunkers favour the hibernation of this species (Rybář 1975; Bogdanowicz & Urbańczyk 1983; Lesiński 1986). On the other hand in forts of western Poland, there was a different bat species composition with dominating *M. daubentoni* and *M. myotis* (Bogdanowicz 1983; Cholewa 1987; Urbańczyk 1989; Bernard et al. 1991).

Nyctalus, *Vespertilio* and *Pipistrellus* bats were absent in studied winter shelters — they migrate to areas far west and south of the study area (Strelkov 1969) and they do not hibernate in underground shelters of central and northeastern Poland. *P. pipistrellus* does hibernate in Poland but in low numbers. This was noted within a hibernation period in underground shelters of western Poland (Bagrowska-Urbańczyk & Urbańczyk 1983; Urbańczyk 1989; Gólski 1992).

E. serotinus is one of the most common bat species in summer communities of the study area (Ruprecht 1983). There is no information about its longer seasonal migrations. The low proportion of this species observed in winter communities most likely results from the fact that it hibernates mainly in different types of shelters (i. e. building lofts), similar to *E. fuscus* in North America (Whitaker & Gummer 1992).

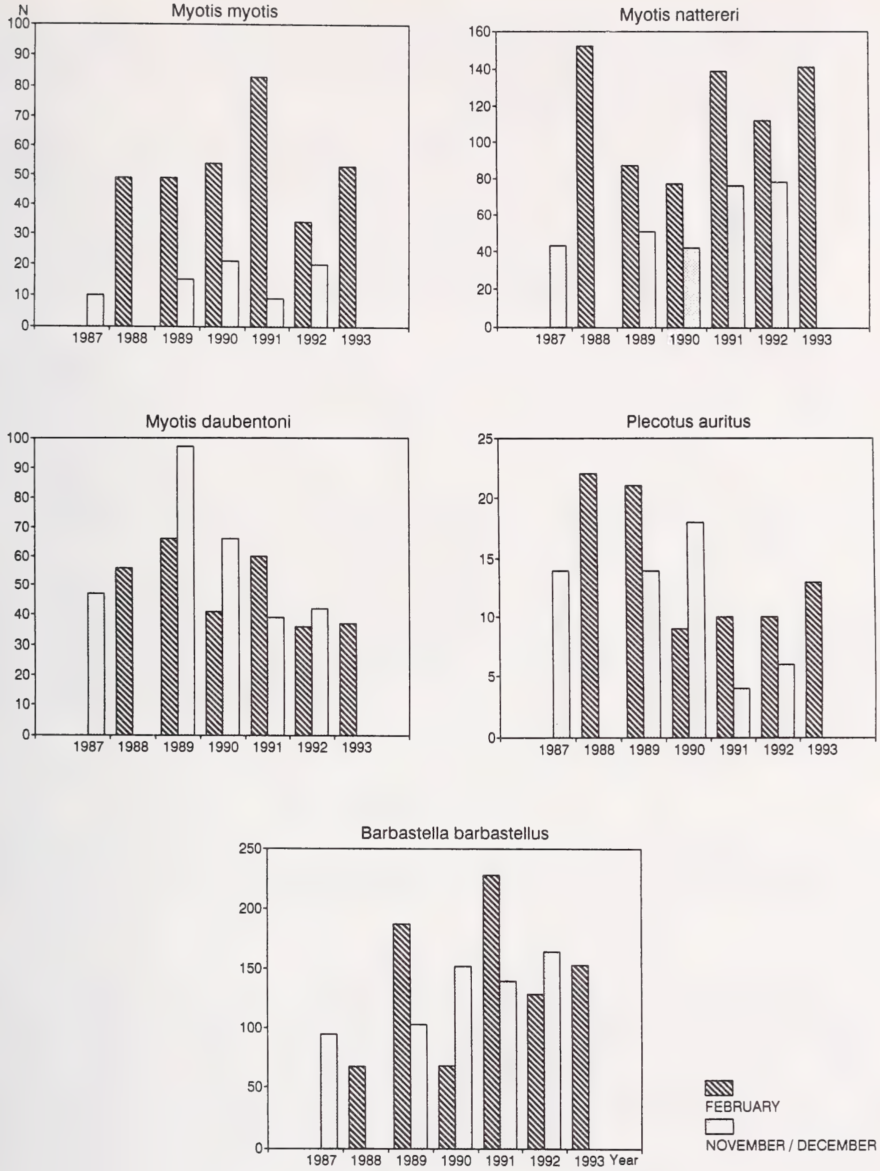


Fig. 3: The long-term changes in numbers of five hibernating bat species observed yearly at ten hibernation sites.

Early peak numbers of *M. daubentoni* in the Modlin forts (Oct.—Nov.) were noted as well as in some military shelters in western Poland (Cholewa 1987; Bernard et al. 1991). The late peak numbers of this species attained in Bochotnica cave were also observed in old mines of northern Bohemia (Józa & Kareš 1986) and in a cave in Denmark (Degn 1987).

Autumn peak numbers of *M. myotis* noted in the Modlin forts were not observed in other hibernation sites. Generally, the maximum numbers of this species are noted in winter (Gauckler & Kraus 1963; Cholewa 1987; Bernard et al. 1991), corresponding with observations in the Bochotnica cave.

High numbers of *M. nattereri* were observed in other winter shelters in the same term (Schröder 1984; Bernard et al. 1991) or slightly later — in April (Krzanowski 1959) as in the area discussed.

The rather early autumn peak numbers of *B. barbastellus* from the Modlin forts (November) was a non-typical phenomenon. The earliest peak in numbers observed in other shelters was in December (Rybář 1975). Usually it occurs in February (Krzanowski 1959; Józa & Kareš 1986) or March (Cholewa 1987).

The lack of distinct trends in bat numbers in underground shelters of central and northeastern Poland indicates that the process of recovery of bat populations, after the intensive use of pesticides in Europe in the fifties and sixties, has been stopped. Only fluctuations can be observed. An increase in numbers of *M. daubentoni* (Daan 1980; Masing & Poots 1984; Urbańczyk 1989) or *M. myotis* (Daan 1980; Gaisler et al. 1981; Bauerová & Zima 1988; Urbańczyk 1989; Červený & Bürger 1990) noted in many European hibernation sites was not marked in the study area.

Sites in the study area where over 100 individuals were observed, constitute about half of the number of the similar large winter shelters known in Poland (Wołoszyn 1989, 1991, 1992). They are very important for bats in central and northeastern Poland, because there is a lack of hibernation sites comparable to the underground shelters of "Nietoperek" in western Poland, where 20—30 thousand bats hibernated in recent years (Urbańczyk 1989; personal comm.).

Acknowledgements

We would like to thank all of our colleagues who helped us with the field work, especially E. Angielczyk, M. Fuszara, M. Konofalski, I. Krasnodębski, I. Śliwińska and J. Wytwer. P. Braun kinldy reviewed the English.

Zusammenfassung

In den Jahren 1979—1993 wurden 10 Höhlen, 72 Bunker und Forts und 37 Keller in Zentral- und Nordostpolen auf überwinternde Fledermäuse kontrolliert. Dabei wurden 12 Fledermausarten nachgewiesen: *Myotis myotis*, *Myotis bechsteini*, *Myotis nattereri*, *Myotis mystacinus*, *Myotis brandti*, *Myotis dasycneme*, *Myotis daubentoni*, *Eptesicus nilssoni*, *Eptesicus serotinus*, *Plecotus auritus*, *Plecotus austriacus* und *Barbastella barbastellus*. Die dominierenden Arten waren: *M. myotis* und *M. nattereri* in den Höhlen, *B. barbastellus* in den Bunkern und Forts, *P. auritus* in den kleinen Kellern und *M. nattereri* in den großen Kellern. Es wurden Bestandsschwankungen von vier Arten (*M. myotis*, *M. daubentoni*, *M. nattereri*, *B. barbastellus*) in jeder Hibernationsperiode gefunden. Die Arten- und Tieranzahl korrelierte mit der Korridorlänge. In 9 von 119 Winterquartieren lag die beobachtete Maximalzahl der Tiere über 100.

References

Bagrowska-Urbańczyk, E. & Z. Urbańczyk (1983): Structure and dynamics of a winter colony of bats. — Acta theriol. 28: 183—196.

Bartosz, G. & J. Markowski (1972): Fauna Niebieskich Źródeł. Materiały do fauny ssaków (Mammalia). — Zesz. nauk. Uniw. Łódzkiego 2, 46: 111—114.

Bauerová, Z. & J. Zima (1988): Bat research and census in the Býčí skála Cave in 1977—1986. (in Czech). — Československý kras, Praha 39: 51—59.

Bernard, R., A. Głazaczow & J. Samoląg (1991): Overwintering bat colony in Strzaliny (North-Western Poland). — Acta zool. cracov. 34: 453—461.

Bogdanowicz, W. (1983): Community structure and interspecific interactions in bats hibernating in Poznań. — Acta theriol. 28: 357—370.

Bogdanowicz, W. & Z. Urbańczyk (1983): Some ecological aspects of bats hibernating in city of Poznań. — Acta theriol. 28: 371—385.

Červený, J. & P. Bürger (1990): Changes in bat population sizes in the Šumava Mts./South-West Bohemia/. — Folia zool. 39: 213—226.

Cholewa, B. (1987): Studies on bats (Chiroptera) wintering at Poznań. (in Polish). — Badania fizjograficzne nad Polską Zachodnią, Zoologia 36: 5—26.

Daan, S. (1980): Long term changes in bat populations in the Netherlands: a summary. — Lutra 22: 95—105.

Danko, Š. & J. Mihók (1988): Neue Erkenntnisse über das Vorkommen von Fledermäusen in der Ostslowakei. (in Czech). — Zborník Východoslovenského múzea v Košiciach. Prírodné vedy. 29: 131—160.

Degn, H. J. (1987): Bat counts in Mønsted Limestone Cave during the year. — Myotis 25: 85—90.

Feldmann, R. (1973): Ergebnisse zwanzigjähriger Fledermausmarkierungen in westfälischen Winterquartieren. — Abhandl. Landesmus. Naturk. Münster in Westf. 35: 1—26.

Gaisler, J., V. Hanák & I. Horáček (eds.) (1981): Results of the winter census of bats in Czechoslovakia; 1969—1979. — Sbor. OM Most, Přir. 3: 71—116.

Gauckler, A. & M. Kraus (1963): Über ein Massenquartier winterschlafender Mausohren (*Myotis myotis*) in einer Höhle der Frankenalb. — Bonn. zool. Beitr. 14: 187—205.

Głazek, J., J. Bednarek, A. Szynkiewicz & A. Wierzbowski (1978): Geneza jaskini Szachownica — największego systemu jaskiniowego Wyżyny Krakowsko-Wieluńskiej. — Kras i speleologia 2: 38—50.

Gólski, Z. (1992): Zimowisko nietoperzy w Świeciu. — Lubuski Prz. Przyr. 3, 4: 29—30.

Haitlinger, R. (1976): Bats of Lower Silesia. (in Polish) — Prz. zool. 20: 122—134.

Heise, G. (1989): Ein bemerkenswertes Fledermaus-Winterquartier im Kreis Prenzlau/Uckermark. — Nyctalus (N. F.) 6: 520—528.

Jensen, B. & H. Baagøe (1984): Overvintrende flagermus på Kronborg Slot 1958—83. — Fauna og Flora 90: 65—69.

Józa, M. & M. Kareš (1986): Winterquartiere der Fledermäuse in alten Stollen bei Nové Město pod Smrkem im Jizerské hory (Isergebirge). (in Czech). — Sborn. Severočes. Muz., Přir. Vědy, Liberec 15: 139—163.

Kasprzyk, K. & E. Fuszara (1992): New stations of the Barbastelle, *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774) in north-eastern Poland. (in Polish). — Prz. zool. 36: 193—197.

Kowalski, M. & G. Lesiński (1988): The locality of the Grey long-eared bat, *Plecotus austriacus* (Fischer, 1829) in north-eastern Poland. (in Polish). — Prz. zool. 32: 91—94.

Kowalski, M. & G. Lesiński (1991): Changes in numbers of bats in Szachownica cave (central Poland) during 10 years. — Myotis 29: 35—38.

Krzanowski, A. (1959): Some major aspects of population turnover in wintering bats in the cave at Puławy (Poland). — Acta theriol. 3: 27—42.

Krzanowski, A. (1961): Weight dynamics of bats wintering in the cave at Puławy (Poland). — Acta theriol. 4: 249—264.

Lesiński, G. (1980): New stations of *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) in the Masovian Lowland Region. (in Polish). — Prz. zool. 24: 215—220.

Lesiński, G. (1983): Bats in the caves of the Wieluń Upland. (in Polish). — Prz. zool. 27: 465—478.

Lesiński, G. (1986): Ecology of bats hibernating underground in Central Poland. — Acta theriol. 31: 507—521.

Lesiński, G. (1991): Changes in numbers of *Myotis daubentoni* (Kuhl, 1819) in autumn shelters and the effect of disturbance. — Acta theriol. 35: 364—368.

Masing, M. (1983): On the hibernation of bats in Estonia. — Myotis 20: 5—10.

Masing, M. & I. Buša (1983): On the hibernation of bats in the South Baltic area. (in Russian). — Communications of the Baltic Commission for the Study of Bird Migration, Tartu 16: 102—114.

Masing, M. & L. Poots (1984): Bats need protection. (in Estonian) — Eesti Lodus, Tallinn 5: 303—307.

Řehák, (1992): Winter occurrence of bats (Chiroptera) in the Hlučín region (district Opava, Czechoslovakia) 1984—1990. (in Czech). — Čas. Slez. Muz. Opava (A) 41: 217—237.

Ruprecht, A. L. (1976): New observations on bats (Chiroptera) of Białowieża. (in Polish). — Prz. zool., 20: 115—123.

Ruprecht, A. L. (1983): Nietoperze (Chiroptera). — In: Atlas of Polish mammals (eds. Z. Pucek & J. Raczyński). PWN (Polish Sci. Publ.), Warszawa, 0012—0032.

Rybář, P. (1975): Hibernation of the Barbastelle, *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774) in a man-made hibernation quarter. — Zool. Listy 24: 113—124.

Sklenář, J. (1981): Ten years of research in winter quarters of bats in the Orlické Mountains. (in Czech). — Acta Musei Reginaehradecensis S. A. Scientiae Naturales 16: 273—288.

Schröder, J. (1984): Ein Beitrag zum Winterschlafverhalten von Fledermäusen im Schloß Torgelow. — Nyctalus (N. F.) 1: 59—64.

Strelkov, P. P. (1969): Migratory and stationary bats (Chiroptera) of the European part of the Soviet Union. — Acta zool. cracov. 14: 393—439.

Szelerewicz, M. & A. Górny (1986): Jaskinie Wyżyny Krakowsko — Wieluńskiej. Kraj. Warszawa — Kraków.

Urbańczyk, Z. (1989): Results of the winter census of bats in Nietoperek 1985—1989. — Myotis 27: 139—145.

Wałecki, A. (1881): Fauna zwierząt ssących Warszawy i jej stosunek do fauny całego kraju. — Pam. fizyograf. 1: 268—291.

Whitaker, J. O. & S. L. Gummer (1992): Hibernation of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*, in buildings. — J. Mamm. 73: 312—316.

Wołoszyn, B. W. (1989): Największe kolonie zimowe nietoperzy w Polsce. — Wszechświat 90: 230.

Wołoszyn, B. W. (1991): Największe kolonie zimowe nietoperzy stwierdzone podczas DSN'91. — Wszechświat 92: 231.

Wołoszyn, B. W. (1992): Największe kolonie zimowe nietoperzy stwierdzone w czasie DSN'92. — Wszechświat 93: 267.

Elżbieta Fuszara, Grzegorz Lesiński, Jakub Paweł Cygan, Institute of Ecology PAS, 05-092 Łomianki, Poland. — Marek Kowalski, Kampinos National Park, 05-080 Izabelin, Poland.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 359—366	Bonn, Juni 1996

Über Kleinsäuger aus Burg Bodenteich in Bodenteich Kr. Uelzen/Niedersachsen (9.—18. Jahrhundert)

Hans Reichstein

Abstract. The investigation based on more than 200 bones of small mammals, excavated in Bodenteich castle near Uelzen (Niedersachsen). The remains are dated from the 9th/10th to the 17th/18th centuries. 19 species could be identified, among them most numerous *Rattus rattus*. Only one bone from the 17th/18th centuries could be identified as belonging to *R. norvegicus*. The small mammal fauna of Bodenteich castle reflects the landscape around the settlement. There are 4 species of the order Insectivora (*Talpa europaea*, *Sorex araneus*, *Neomys fodiens*, *N. anomalus*), two species of the order Chiroptera, 2 species of the order Carnivora (*Mustela nivalis*, *M. putorius*) and 11 species of the order Rodentia. From the viewpoint of zoogeography the presence of *Neomys anomalus* and *Glis glis* must specially be mentioned; both species do not occur in that region today.

Key words. Archaeozoology, micromammals, Germany, Lower Saxony.

Einleitung

Eine der letzten Arbeiten, die Jochen Niethammer zusammen mit H. Gemmeke vor seinem tragischen Unfall verfaßt hat (Niethammer & Gemmeke 1990), widmet sich frühgeschichtlichen Kleinsäugern, die aus Brunnen eines römischen Legionslagers in Oberaden/Westfalen geborgen wurden. Ich möchte thematisch an diese Untersuchungen anknüpfen und über frühgeschichtliche Kleinsäuger berichten, die neben vielen hundert Haustier-, Wildtier-, Vogel-, Frosch- und Fischknochen bei Ausgrabungen an der Burg Bodenteich zutage kamen. Die Besiedlung dieses Platzes reicht in das 9./10. Jahrhundert n. Chr. zurück; die Burg selbst wird urkundlich erstmalig Anfang des 14. Jahrhunderts erwähnt. 1983 wurde bei archäologischen Untersuchungen auf dem Burggelände durch den Kreisarchäologen in Uelzen unter einem neueren Gebäude ein vermutlich im 13. Jahrhundert errichteter runder Feldsteinturm entdeckt, der offenbar Mitte des 16. Jahrhunderts seine Funktion als Wohnturm, Bergfried oder sonstige Schutzanlage wieder verlor. Der Turm hatte einen Durchmesser von acht Metern bei zwei Meter mächtigen Mauern. Unklar ist, wie die Kleinsäuger unter die anderen Tierknochen gelangten, die im wesentlichen Küchen- und Speiseabfälle darstellen.

Die planmäßigen Ausgrabungen der Turmverfüllung fanden zwischen 1985 und 1987 statt. Gegraben wurde in sogenannten natürlichen Schichten bis zum gewachsenen Boden, der rund 1,4 m unter der heutigen Oberfläche liegt. Die Schichten haben sich durch Beifunde folgendermaßen periodisieren lassen: 9./12. Jahrhundert, 13./14. Jahrhundert, 14./15. Jahrhundert, 16./17. Jahrhundert und 17./18. Jahrhundert (alle Angaben bezüglich der Burg Bodenteich Schilling-Mannack 1989).

Material und Methode

Unter den weit über 2000 Tierknochen fanden sich 207 von Kleinsäugern, die 19 verschiedenen Arten zugeordnet werden konnten. Die Bestimmungen gründen z. T. auf Schädeln, z. T. auch nur auf Knochen des postcranialen Skelettes unter Zuhilfenahme rezenter Vergleichsstücke. Den Schädeln fehlen durchweg die Hirnkapseln, die Extremitätenknochen hingegen sind weitgehend unversehrt. Nur wenige Tiere sind wirklich ausgewachsen, da den meisten Röhrenknochen die zuletzt verwachsende Epiphyse oder auch beide fehlen. Die Kleinsäugerknochen stammen überwiegend aus dem 13./14. und dem 17./18. Jahrhundert (s. Tabelle 1). Aus dem 9./12. Jahrhundert liegen 10 Funde, aus dem 14./15. Jahrhundert nur sieben und aus dem 16./17. Jahrhundert nur vier Funde vor. Ein Maulwurfunterkiefer ist zeitlich nicht einzuordnen. Die Ursachen dieser unausgewogenen Verteilung liegen um so mehr im Dunkeln, als der Nahrungsabfall aus dem Burgturm, also die Haustierknochen, mehr oder weniger gleichmäßig über alle Jahrhunderte verteilt sind.

Ergebnisse

Artenspektrum und Landschaft

Die im Burgturm aufgefundenen Arten sind einschließlich der jeweiligen Fundzahl und zeitlichen Zuordnung in Tabelle 1 aufgelistet. Neben an Wasser oder Feuchtgebiete gebundene Spezies wie *Arvicola terrestris*, *Neomys fodiens*, *N. anomalus* und *Microtus agrestis* finden sich solche, die trockene Standorte bevorzugen (*Microtus arvalis*, *Apodemus sylvaticus*), neben wald- und gebüschbewohnenden wie *Sciurus vulgaris*, *Glis glis*, *Apodemus flavicollis* und *Clethrionomys glareolus* solche, die eher an offenen Standorten anzutreffen sind (*Microtus arvalis*). Hinzu kommen die synanthropen Nagetiere *Rattus rattus* und *Mus musculus*, die in unseren Breiten nur in enger Anlehnung an den Menschen überdauern können. Die Artenliste, die durch *Talpa*

Tabelle 1: Burg Bodenteich. Die Kleinsäuger einschließlich Zeitstellung und Fundmenge. Hinzu kommt *Talpa europaea* mit einer zeitlich nicht einzustufenden Mandibula.

Tierart	Jahrhundert 9./12.	13./14.	14./15.	16./17.	17./18.	n
Sorex araneus	—	3	—	—	—	3
Neomys fodiens	—	1	—	—	—	1
Neomys anomalus	—	1	—	—	—	1
Pipistrellus pipistrellus	—	6	—	—	—	6
Myotis ?nattereri	—	—	2	—	—	2
Mustela nivalis	—	2	—	—	—	2
Mustela putorius	—	—	—	1	1	2
Glis glis	—	2	—	—	—	2
Sciurus vulgaris	—	—	—	1	—	1
Rattus rattus	10	4	2	1	54	71
Rattus norvegicus	—	—	—	—	1	1
Mus musculus	—	3	—	—	13	16
Apodemus sylvaticus	—	26	—	—	3	29
Apodemus flavicollis	—	15	—	—	1	16
Clethrionomys glareolus	—	7	—	—	6	13
Arvicola terrestris	—	1	3	—	1	5
Microtus agrestis	—	2	—	—	1	3
Microtus arvalis	—	1	—	—	4	5
Microtus spec.	—	14	—	1	12	27

europaea, *Sorex araneus*, zwei Fledermausarten und die kleinen Raubtiere *Mustela nivalis* und *M. putorius* vervollständigt wird, weist also eine beträchtliche Diversität auf. Diese Mannigfaltigkeit ist zweifellos nicht auf eine wie auch immer geartete anthropogene Einwirkung zurückzuführen; sie dürfte vielmehr die Vielgestaltigkeit der Landschaft widerspiegeln, in die die Burg eingebettet lag. Sie war ursprünglich nach drei Seiten hin von einem noch heute bestehenden Fließgewässer, von einem See und Moor umgeben, die im Laufe der Jahrhunderte trockengelegt wurden und Wiesengelände bilden. Nach Norden hin wird die Anhöhe, auf der Burg Bodenteich steht, von einem kleinen Mischwald begrenzt (Schilling-Mannack 1989). Daß von den 19 Arten über die Jahrhunderte hinweg nur die Hausratte nachweisbar ist, besagt nicht, daß die anderen Spezies nicht ebenfalls durchgehend im Umkreis der Burg gelebt haben. Auszunehmen hiervon ist nur die Wanderratte, worauf weiter unten noch einzugehen sein wird.

Die einzelnen Arten

Maulwurf — *Talpa europaea*

Der Maulwurf ist durch eine unvollständige Mandibula belegt. Die Länge der Backenzahnreihe (P1—M3) beträgt 10.8 mm (Alveolenmaß). Es handelt sich um den Rest eines älteren Tieres, da die Zahnkronen abgenutzt sind.

Waldspitzmaus — *Sorex araneus*

Von der Waldspitzmaus liegen vier Knochen vor: Eine Ulna (Länge 10,5 mm), ein Os coxae mit abgebrochenem Os ilium (Länge des Foramen obturatum 4,2 mm), ein Femur ohne distale Epiphyse (Länge 8,4 mm) und ein distales Tibia-Fragment.

Wasserspitzmaus — *Neomys fodiens*

Die Art ist eindeutig durch eine unversehrte Tibia belegt. Die Länge des Knochens (ohne proximale Epiphyse) beträgt 16,6 mm. Das liegt im Variationsbereich von Tibia-Längen, die nach Brunner (1953) bei jüngeren Individuen Werte zwischen 16,1 bis 17,7 mm aufweisen. Als Höchstwert für Sumpfspitzmäuse werden 16,2 mm angegeben (Spitzenberger 1990a).

Sumpfspitzmaus — *Neomys anomalus*

Der Nachweis gründet auf einer Mandibula. Die Länge des Unterkiefers beträgt 10,3 mm, die der Zahnreihe 6,0 mm; die Coronoid-Höhe mißt 4,2 mm. Damit ist das Fundstück eindeutig der Rest einer Sumpfspitzmaus (Bühler 1964, Pieper & Reichstein 1980, Spitzenberger 1990b).

Zwergfledermaus — *Pipistrellus pipistrellus*

Je drei Humeri und Radii stelle ich nach Vergleichen mit rezenten Knochen zur Zwergfledermaus. Die Humeri sind 19,6, 19,7 und 20,2 mm lang, die Radii zweimal 31,6 mm; der dritte Radius ist zerbrochen.

?Fransenfledermaus — *Myotis ?nattereri*

Von einer zweiten Fledermaus liegen zwei vollständige Radii vor. Ihre Länge beträgt 37,5 und 37,7 mm. Eine eindeutige Zuordnung zu *M. nattereri* war mangels hinreichenden Vergleichsmaterials nicht abzusichern.

Mauswiesel — *Mustela nivalis*

Der Nachweis des Mauswiesels fußt auf einer Ulna und einer Tibia. Aufgrund der Knochenlänge (Ulna 17,6 mm, Tibia 24,0 mm) handelt es sich zweifelsfrei um Skelettreste eines oder zweier Männchen. Die Knochenlängen-Höchstwerte liegen bei *M. nivalis*-Weibchen aus Schleswig-Holstein bei 16,4 mm (Ulna) bzw. 20,6 mm (Tibia, Reichstein 1993).

Iltis — *Mustela putorius*

Der Iltis ist durch zwei Knochen nachgewiesen, durch einen Humerus mit distal schon verwachsener, proximal aber noch fehlender Epiphyse (Knochenlänge 35,7 mm) und durch ein Femur (ohne Epiphysen).

Siebenschläfer — *Glis glis*

Vom Siebenschläfer liegen zwei Femora vor, die zwei Individuen repräsentieren. Einer der Knochen mit noch fehlender distaler Epiphyse ist 23,2 mm lang, der andere verweist auf ein noch jüngeres Tier (es fehlen beidseitig die Epiphysen, Länge 21,7 mm).

Eichhörnchen — *Sciurus vulgaris*

Der Nachweis dieser Art gründet auf einer distal abgebrochenen Tibia (distale Breite 5,6 mm).

Hausratte — *Rattus rattus*

Trotz ausreichender rezenter Vergleichsstücke und des von Wolff et al. (1980) vorgelegten Bestimmungsschlüssels ist die Abgrenzung gegenüber *R. norvegicus* nicht immer problemlos. Hinzu kommt, daß die wenigsten mir vorliegenden Knochen aus der Burg Bodenteich von ausgewachsenen Tieren stammen. Auf ältere Individuen verweisen lediglich drei Schädelfragmente und drei Mandibulae mit abgekauten Molaren. Die Länge der Backenzahnreihe in den Oberkiefern beträgt 7,3, 7,4 und 7,5 mm, in den Unterkiefern 6,9, 7,0 und 7,1 mm (Alveolenmaß). Die Längen/Breiten der M^1 messen 2,8/2,0, 2,7/1,9 und 2,9/1,8 mm, der M_1 2,8/1,7, 2,8/1,8 und 2,9/1,8 mm (am Cingulum gemessen. Das bei Becker (1978) erwähnte Merkmal „labialer Nebenhöcker” am M1 und M2 zur Unterscheidung von *R. norvegicus* (keine Nebenhöcker) ist unbrauchbar, da sehr variabel (Wolff et al. 1980). Variabel ist auch das von Wolff et al. (1980) als geeignet angesehene Merkmal „Foramen nutritium am Femur”, das nicht nur bei *R. rattus* vorhanden ist, sondern auch bei rezenten *R. norvegicus* vorkommt.

Wanderratte — *Rattus norvegicus*

Es ist vermutlich kein Zufall, daß der einzige als „Wanderratte” bestimmte Fund aus der jüngeren Siedlungsperiode stammt (17./18. Jahrhundert). Es handelt sich um einen Humerus mit distal verwachsener, proximal aber noch fehlender Epiphyse. Die Bestimmung gründet auf dem bei Wolff et al. (1980) genannten Merkmal „Fossa olecrani nicht zweigeteilt”, hinzu kommt die relative Stärke der Trochlea humeri, wie aus Vergleichen mit rezenten Humeri hervorgeht. Den Untersuchungen an subrezenten Rattenknochen kommt insofern besondere Bedeutung zu, als noch immer ungeklärt ist, wann die Wanderratte in Europa heimisch wurde. Gesicherte osteologische Nachweise aus dem Mittelalter oder älteren Epochen liegen bislang nicht vor, sieht man von einigen fragwürdigen oder nicht näher begründeten Angaben ab (Schmid

1970, Lepiksaar 1980, Levitan 1989). Nicht länger aufrechterhalten (D. Heinrich 1991) wird eine Wanderratten-Bestimmung aus dem mittelalterlichen Schleswig (D. Heinrich 1976), auf die schon wiederholt im Schrifttum Bezug genommen wird, wie auch nicht abzusichern ist, daß ein in der slawischen Burg Scharstorf gefundener eindeutiger Wanderratten-Knochen tatsächlich aus dieser Zeit stammt (D. Heinrich 1991). Damit entbehren wir jeglicher Hinweise zum mittelalterlichen Vorkommen der Wanderratte in Mitteleuropa. Dazu in bemerkenswertem Gegensatz stehen Angaben von Sutherland (1989, 232), wonach die Mehrzahl der Rattenknochen aus einem mittelalterlichen Palazzo in Tarquinia (12.—14. Jahrhundert) etwa 80 km nordwestlich von Rom „appears to belong to the common rat, identification being based on skulls and mandibles."!

Hausmaus — *Mus musculus*

Die Hausmaus ist durch insgesamt 16 Funde belegt. Aus dem 13./14. Jahrhundert liegen ein Os coxae, ein Femur und eine Tibia vor, aus dem 17./18. Jahrhundert eine Mandibula, ein Humerus, sechs Ossa coxae, drei Femora und zwei Tibiae. Zwei Femora mit beidseitig verwachsener Epiphyse sind 15,6 und 16,3 mm lang. Vergleichsdaten für rezente und subfossile spanische Hausmäuse finden sich bei Storch & Uerpmann (1976). Die Unterkiefer-Länge beträgt 12,4 mm, die Länge der Backenzahnreihe an der Zahnkrone gemessen 3,1 mm. Das steht in Übereinstimmung mit Angaben für Helgoländer Hausmäuse: Die Variationsbreite der Unterkiefer-Länge einer kleinen Serie (n = 16) reicht von 11,6 bis 13,5 mm bei einem Mittel von 12,4 mm; die Eckwerte für die Länge der Backenzahnreihe Helgoländer Hausmäuse lauten 3,0 bis 3,2 mm (Reichstein 1978).

Waldmaus — *Apodemus sylvaticus* und Gelbhalsmaus - *Apodemus flavicollis*

Trotz der bekannten Schwierigkeiten habe ich versucht, die generisch bestimmten Knochen der einen oder anderen Spezies zuzuordnen. So stelle ich zwei Mandibulae mit Längen von 14,4 und 14,5 mm zu *A. sylvaticus*, einen 17,0 mm langen Unterkiefer jedoch zu *A. flavicollis* (s. dazu Niethammer 1978a, b, Tab. 67 u. 70). Drei unversehrte Humeri (ohne proximale Epiphyse) mit Längen von 14,1, 14,4 und 15,4 mm dürften Gelbhalsmäuse repräsentieren, orientiert man sich an Meßwerten von Niethammer (1978b, Tab. 71): Die Variationsbreite der Humerus-Länge Bonner *A. sylvaticus* reicht von 11,9 bis 13,6 mm, die der *A. flavicollis* von 13,8 bis 16,5 mm. Drei Femora (ohne distale Epiphyse) mit Längen von 16,0, 16,2 und 16,5 mm dürften von Waldmäusen, drei weitere mit Längen von 18,3, 18,4 und 18,5 mm von Gelbhalsmäusen stammen. Fünf meßbare Tibiae (ohne proximale Epiphysen) verweisen wohl alle auf *A. sylvaticus* (20,3, 20,6, 21,6, 21,6 u. 21,9 mm). Von den insgesamt 45 der Gattung *Apodemus* zugerechneten Knochen entfallen — richtige Bestimmung vorausgesetzt — 29 auf die Waldmaus und 16 auf die Gelbhalsmaus; die meisten (26 *A. sylvaticus* u. 15 *A. flavicollis*) datieren in das 13./14. Jahrhundert.

Rötelmaus — *Clethrionomys glareolus*

Die Rötelmaus wird durch 13 Funde bezeugt, sieben (zwei Femora, fünf Tibiae) stammen aus dem 13./14. Jahrhundert, die übrigen (eine Mandibula, eine Scapula, zwei Ossa coxae, zwei Tibiae) aus dem 17./18. Jahrhundert. Fünf Tibiae sind vermeßbar. Ihre Länge beträgt 15,8, 16,3, 16,4, 17,9 und 18,6 mm. Die große Schwankungsbreite resultiert aus Altersunterschieden.

Schermaus — *Arvicola terrestris*
Von der Schermaus liegen nur fünf Knochen vor; ein zerbrochener Unterkiefer kommt aus dem 13./14. Jahrhundert, ein Os coxae, ein Femur und eine Tibia datieren in das 14./15. Jahrhundert, ein Schädelfragment in das 17./18. Jahrhundert. Nach Ausweis der Zahnreihen-Länge (8,0 mm, Alveolenmaß) und einer deutlichen Proodontie ist der Fund der kleineren *A. t. scherman* zuzurechnen. Das Femur mit beidseitig verwachsenen Gelenken ist 26,9 mm lang, also länger als eine kleine Serie rezenter Oberschenkelknochen, die im Mittel 25,1 mm messen (n = 7, Reichstein 1982, 223).

Erdmaus — *Microtus agrestis*
Der Erdmaus ließen sich nur drei Funde zuweisen, je ein Schädelfragment aus dem 13./14. und 17./18. Jahrhundert und eine Mandibula aus dem Mittelalter. Die Diagnosen gründen auf dem M2 im Oberkiefer und auf der Lage des Foramen mandibulae im Unterkiefer.

Feldmaus — *Microtus arvalis*
Die eindeutige Bestimmung gelang nur an Schädeln und Unterkiefern. Aus dem 13./14. Jahrhundert liegt nur ein Schädel, aus dem 17./18. Jahrhundert liegen ein Schädel und drei Mandibulae vor. Alle übrigen der Gattung *Microtus* zugerechneten Knochenfunde, vorwiegend Schädel, aber auch postcraniale Skelettelemente, konnten nicht bis zur Art determiniert werden. Im einzelnen sind dies zwölf Schädelfragmente, vier Unterkiefer, eine Ulna, sieben Femora und drei Tibiae.

Faunistische Anmerkungen

Die meisten Kleinsäuger, die bei den Ausgrabungen des Burgturminneren gefunden wurden, dürften auch heute noch im Umfeld des Ortes Bodenteich (östliches Niedersachsen) vorkommen. Dazu gehören *Neomys fodiens*, *Sorex araneus*, *Mustela nivalis* und *M. Purorius* ebenso wie *Sciurus vulgaris*, *Mus musculus*, *Arvicola terrestris* und die beiden *Apodemus*- und *Microtus*-Arten. Zu den faunistischen Besonderheiten muß man den Nachweis von *Neomys anomalus* rechnen, deren gegenwärtige nördliche Verbreitungsgrenze etwa 100 km weiter südlich liegt (nächster Fundpunkt Bad Harzburg, Spitzenberger 1990b). Damit ist zum wiederholten Male belegt (Pieper & Reichstein 1980, W.-D. Heinrich 1983, D. Heinrich 1989), daß sich das Areal dieser Art früher weiter nach Norden erstreckte. Auch der Fundplatz von *Glis glis* in Bodenteich liegt außerhalb des heute bekannten Verbreitungsgebietes der Art; die Nordgrenze verläuft von Haldensleben über Elm und Deister zum Teutoburger Wald (Storch 1978). Ein tiergeographisch besonderes Interesse beanspruchen die Ratten. Hinreichend bekannt ist die Einwanderungsgeschichte der Hausratte (Reichstein 1974, 1987; Rackham 1979; Armitage et al. 1984), völlig im Dunkeln liegt dagegen noch immer die der Wanderratte. Wenn das Fehlen von Wanderratten-Knochen unter den zahlreichen Hausratten-Knochen in den Siedlungsabfällen des 9.—16. Jahrhunderts in Burg Bodenteich nicht dem Zufall anzulasten ist, dann wird man es als einen Beweis dafür ansehen können, daß *Rattus norvegicus* im Mittelalter und der frühen Neuzeit in Bodenteich (und auch sonst in Mitteleuropa?) nicht vorkam. Der einzige im Material von Bodenteich sicher bestimmte Fund der Wanderratte fällt bezeichnenderweise erst in das 17./18. Jahrhundert. Nicht in dieses Bild fügen sich (wohl kaum noch überprüfbare) Angaben, wonach *R. norvegicus* im hohen Mittelalter in Mittelitalien vorgekommen sein soll (Sutherland 1989).

Zusammenfassung

Bei Ausgrabungen in der Burg Bodenteich in Bodenteich bei Uelzen/Niedersachsen wurden über 200 Knochen von Kleinsäugern entdeckt, die 19 verschiedenen Spezies zugewiesen werden konnten. Die Funde stammen aus dem 9./10. bis 17./18. Jahrhundert, rund die Hälfte sind Knochen der Hausratte, *Rattus rattus*. Der einzige Nachweis der Wanderratte, *R. norvegicus*, datiert in das 17./18. Jahrhundert. Aus tiergeographischer Sicht verdienen Funde von *Neomys anomalus* und *Glis glis* aus dem 13./14. Jahrhundert besondere Erwähnung, weil die gegenwärtige nördliche Verbreitungsgrenze beider Arten weiter südlich verläuft.

Literaturverzeichnis

Armitage, P., B. West & K. Steedman (1984): New evidence of Black Rat in Roman London. — The London Archaeologist 4: 375—383.

Becker, K. (1978): *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758) — Hausratte (HR). — In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas Bd. 1/I, Rodentia I: 382—400. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

Brunner, G. (1953): Zur Osteologie der Spitzmäuse 2: *Neomys*, *Beremendia*, *Pachyura*. Ein Beitrag zur Artbestimmung des Skelettes. — Z. Säugetierk. 17: 93—101.

Bühler, P. (1964): Zur Gattungs- und Artbestimmung von *Neomys*-Schädeln — gleichzeitig eine Einführung in die Methodik der optimalen Trennung zweier systematischer Einheiten mit Hilfe mehrerer Merkmale. — Z. Säugetierk. 29: 65—93.

Heinrich, D. (1976): Bemerkungen zum mittelalterlichen Vorkommen der Wanderratte (*Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769) in Schleswig-Holstein. — Zool. Anz., Jena 196: 273—278.

Heinrich, D. (1989): Ein weiterer subfossiler Fund der Sumpfspitzmaus (*Neomys anomalus* Cabrera, 1907) in Norddeutschland. — Z. Säugetierk. 54: 261—264.

Heinrich, D. (1991): Untersuchungen an Skelettresten wildlebender Säugetiere aus dem mittelalterlichen Schleswig. Ausgrabungen in Schleswig. Berichte und Studien 9. — Wachholtz, Neumünster.

Heinrich, W.-D. (1983): Untersuchungen an Skelettresten von Insectivoren (Insectivora, Mammalia) aus dem fossilen Tierbautensystem von Pisede bei Malchin. Teil 1: Taxonomische und biometrische Kennzeichnung des Fundgutes. — Wiss. Z. d. Humboldt-Univ. zu Berlin. Math.-Nat. Reihe 32: 681—698.

Lepiksaar, J. (1980): Animal Remains at Tornrör. A Study of a Thanatocoenosis (Late Iron Age to Recent Times). — Striae 10: 3—41.

Levitan, B. (1989): Bone analysis and urban economy: examples of selectivity and a case for comparison. — In: Serjeantson, D. & T. Waldron (eds.): Diet and Crafts in Towns. The evidence of animal remains from the Roman to the Post-Medieval periods. BAR British Series 199: 161—188.

Niethammer, J. (1978a): *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) — Gelbhalsmaus. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas Bd. 1/I, Rodentia I: 325—336. — Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

Niethammer, J. (1978b): *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) — Waldmaus. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas Bd. 1/I, Rodentia I: 337—358. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

Niethammer, J. & H. Gemmeke (1990): Kleine Säugetiere aus römischen Brunnen des Legionslagers Oberaden, Bergkamen. — Bonn. zool. Beitr. 41: 113—120.

Pieper, H. & H. Reichstein (1980): Zum frühgeschichtlichen Vorkommen der Sumpfspitzmaus (*Neomys anomalus* Cabrera, 1907) in Schleswig-Holstein. — Z. Säugetierk. 45: 65—73.

Rackham, J. (1979): *Rattus rattus*: the introduction of the black rat into Britain. — Antiquity 53: 112—120.

Reichstein, H. (1974): Bemerkungen zur Verbreitungsgeschichte der Hausratte (*Rattus rattus*, Linné, 1758) an Hand jüngerer Knochenfunde aus Haithabu (Ausgrabung 1966—69). — Die Heimat 81: 113—114.

Reichstein, H. (1978): *Mus musculus* Linnaeus, 1758 — Hausmaus. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas Bd. 1/I, Rodentia I: 421—451. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

Reichstein, H. (1982): *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758) — Schermaus. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas Bd. 2/I, Rodentia II: 217—252. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

Reichstein, H. (1987): Archäozoologie und die prähistorische Verbreitung von Kleinsäugern. — Sitzungsber. d. Ges. Naturf. Freunde zu Berlin (N. F.) 27: 9—21.

Reichstein, H. (1991): *Mustela nivalis* Linné, 1766 — Mauswiesel. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas Bd. 5, Raubsäuger II. Stubbe, M. & F. Krapp (eds.): 571—626. Aula, Wiesbaden.

Schilling-Mannack, S. (1989): Geschichte der Burg Bodenteich. Förderkreis Burg Bodenteich (ed.). — Bodenteich.

Schmid, E. (1970): Über Knochenfunde aus der römischen Stadt Augusta Raurica. Actes du VII^{e} Congrès Internat. des Scie. Préhist. et Protohist. — Prague 1966: 1316—1320.

Spitzenberger, F. (1990a): *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) — Wasserspitzmaus. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas Bd. 3/I, Insektenfresser — Insectivora, Herrentiere — Primates: 334—274. Aula, Wiesbaden.

Spitzenberger, F. (1990b): *Neomys anomalus* Cabrera, 1907 — Sumpfspitzmaus. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas Bd. 3/I, Insektenfresser — Insectivora, Herrentiere — Primates: 317—333. Aula, Wiesbaden.

Storch, G. (1978): *Glis glis* (Linnaeus, 1766) — Siebenschläfer. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.): Handbuch der Säugetiere Europas Bd. 1/I, Rodentia I: 243—258. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

Storch, G. & H.-P. Uerpmann (1976): Die Kleinsäugerknochen vom Castro do Zambujal. Studien über frühe Tierknochenfunde von der Iberischen Halbinsel 5: 130—138. — München.

Sutherland, Sh. (1989): Small mammals. — In: Clark, G. u. a.: The food refuse of an affluent urban household in the late fourteenth century: Faunal and botanical remains from the Palazzo Vitelleschi, Tarquinia (Viterbo). Papers of the British School at Rome 57, 232—233.

Wolff, P., B. Herzig-Straschil & K. Bauer (1980): *Rattus rattus* (Linné, 1758) und *Rattus norvegicus* (Berkenhout 1769) in Österreich und deren Unterscheidung an Schädel und postcranialem Skelett. — Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum 9: 141—188.

Dr. Hans Reichstein, Institut für Haustierkunde, Biologiezentrum, Olshausenstraße 40, 24118 Kiel.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 367—375	Bonn, Juni 1996

The Eurasian otter *Lutra lutra* in Afghanistan

Roland Melisch & Gerhard Rietschel

Abstract. 22 distributional records of the Eurasian otter *Lutra lutra* from Afghanistan are presented. Body and cranial dimensions are discussed and compared with material from adjacent regions. Otters in Afghanistan occur from 400 to 3000 m a. s. l., with most records coming from the east of the country. Notes on the otter fur trade and hunting methods from the 1970s are given.

Key words. Mammalia, Carnivora, Mustelidae, *Lutra lutra*, otter, Afghanistan, fauna, biogeography, fur trade.

Introduction

Otters have acquired a cynical kind of reputation over the last decades. They experienced drastic population declines in southern and western Europe and in many parts of tropical Asia, mostly due to destruction of natural habitats and wetland pollution. The publication of the IUCN 'Otter Action Plan' (Foster-Turley et al. 1991) was a big step towards international otter conservation, which emphasized priorities for worldwide conservation action for otters and their habitats. However, no information on otters from Afghanistan was included in this action plan and other publications on Asian otters (Foster-Turley & Santiapillai 1990, Foster-Turley 1991). One of the possible causes was the absence of Afghani delegates at the First Asian Otter Symposium in Bangalore, India, in 1988 (Foster-Turley, pers. comm. 1993) and the difficult political situation in the country over the last 20 years. Consequently, Afghanistan has been listed as a priority country in the Otter Action Plan, needing further attention. This paper intends to fill an information gap which is thought to be important for the understanding of otter biology and conservation in Afghanistan.

Taxonomic notes on otters in Afghanistan and adjacent regions

To date only one otter species, the Eurasian otter *Lutra lutra*, is known to inhabit Afghanistan (Hassinger 1973). A number of subspecies, listed by Pocock (1941) and Harris (1968), have been named from surrounding regions. They are briefly given here with their names, authors, type localities, and notes on the possible ranges (ZMAS = Zoological Museum of the Russian Academy of Sciences).

L. lutra seistanica Birula, 1912, Seistan at Iranian border; inhabiting the rivers of: Hilmend, Hamun and Naizar (approx. 31° N, 61° E, see Fig. 2), from material collected by Zarudnyi (1900) (ZMAS 8363 type specimen, ZMAS 8364, ZMAS 8365).

L. lutra oxiana Birula, 1914, found near Lyangar (approx. 38° 50' N, 71° E, see Fig. 2) in the Pyandzh River Basin, Tajikistan (ZMAS 10029 type specimen).

L. lutra kutab Schinz, 1844, Kashmir; inhabits the upper reaches of the Indus River and Punjab as far as Tibet.

L. lutra aurobrunnea Hodgson, 1839, Nepal; living in Chitral, Kashmir, Garhwal, Kumaon and on the southern Himalayan slopes.

L. lutra monticola Hodgson, 1839, Nepal; inhabits the upper reaches of the Indus River and Himalayan regions to Assam and the Sundarbans estuarine.

L. lutra meridionalis Ognev, 1931; vicinity of Teheran (Iran); dwells in N and W Iran and the Caucasian republics.

Ognev (1931) did not find significant differences between *L. l. oxiana* and *L. l. seistanica* while comparing skins of both proposed subspecies and thus treated *oxiana* as a synonym of *seistanica.* However, with only one defective skull of *L. l. oxiana* available and none of *L. l. seistanica*, Ognev understood his findings as being preliminary, awaiting better and more comparative material. He also rejected Pohle's view (1919), who included furs from Palestine in *seistanica.* Harris (1968) in his review on recent Lutrinae accepted Ognev's opinion as being valid. In any case, the taxonomic status of Afghanian otters still awaits thorough revision.

Apparently no otter skull has ever been documented from Afghanistan. We therefore present here measurements and photographs of a juvenile otter skull. The animal was caught in the wild by local hunters, probably in the Panjshir Valley, and then held in the Kabul Zoo where it died of an infection in 1974 (W. Rietschel, pers. comm. 1995). The skull is now deposited in the 'Museum für Naturkunde im Reiss-Museum' at Mannheim, Germany (RM 36) and depicted in Fig. 1. We did not find any other Afghanian otter material in German museums. In an unpublished thesis, Nauroz (1974) presented cranial dimensions of Afghanian otters from the collection of the Zoological Museum Kabul (ZMK). His data have been included in this report. However, we do not have any information on the status of the collections of the Kabul museum.

In RM 36 second dentition is present, except for canines and third premolars, which are getting replaced. The RM 36 skull shows a strongly broadened anterior part of the zygomatic arch, measuring 9.5 mm at its narrowest constriction (Fig. 1). Comparing the measurements of Nauroz (1974) with the RM 36 skull, we presume that only specimen ZMK 2098 presents an adult otter. All other skulls are distinctively smaller in BS, ZW, MW, and WC. Unfortunately, Nauroz did not comment on the age of the examined material. The length of the horizontal axis of the last molar and the length of lower and upper carnassials in the RM skull (11.3; 13.9; 11.4) almost

Table 1: Cranial measurements of *Lutra lutra* from Afghanistan. CB condylobasal length, BS basal length, IO interorbital constriction, PO postorbital constriction, ZW zygomatic width, MW mastoid width, WC width over upper canines (measurements after Novikov 1956); RM Museum für Naturkunde im Reiss-Museum, Mannheim, ZMK Zoological Museum Kabul. Measurements of ZMK specimens from Nauroz (1974). The figures for IO and PO in skull ZMK 2098 may have been mismatched but were not exchanged here.

No.	Sex	CB	BS	IO	PO	ZW	MW	WC
RM 36	?	103.3	94.4	22.3	19.3	60.5	56.4	25.7
ZMK 2062	?	126	93.5	25.5	19	59.6	55.2	24.6
ZMK 2305	f	97.5	83	23.4	20.6	59.2	55	20
ZMK 2304	f	97.9	83	25	17	55	52	14.6
ZMK 2303	m	101.5	85	24.6	17.4	55.1	55.5	23.8
ZMK 2098	?	115.2	102	[16.9]	[21]	68	60	27

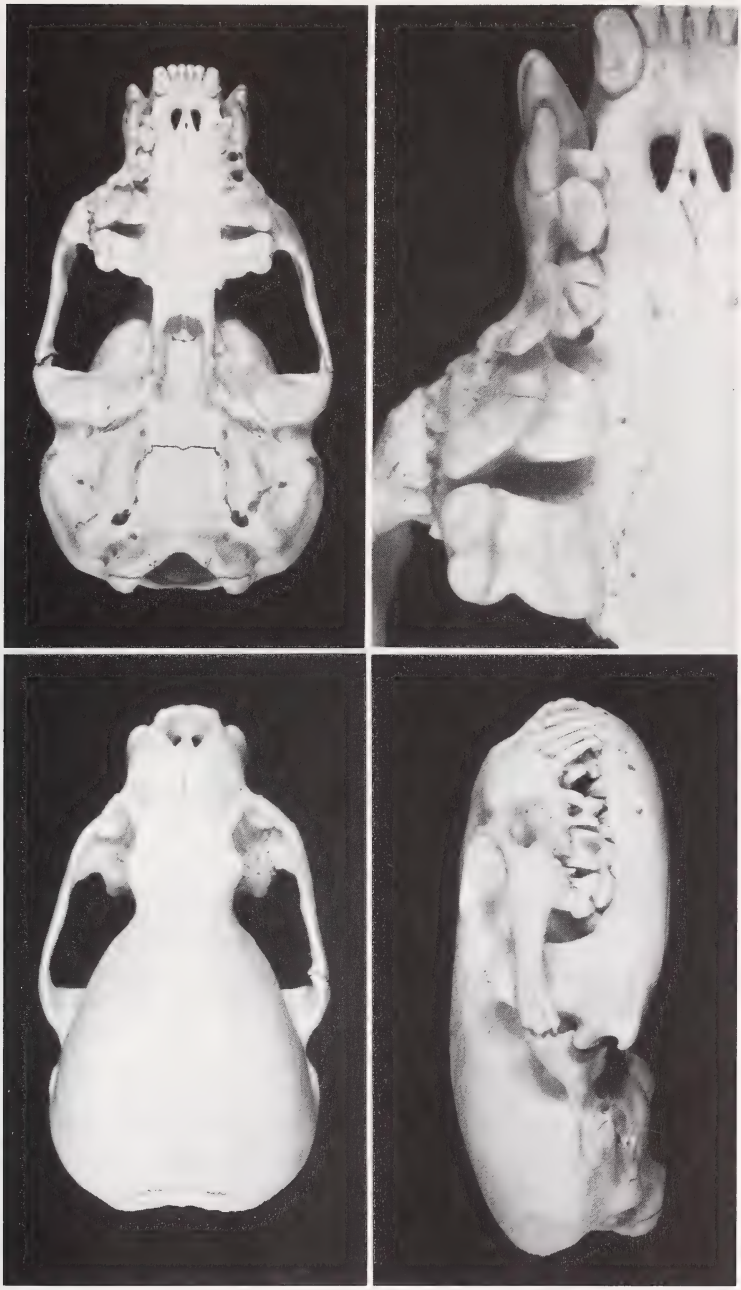


Fig. 1: Dorsal, ventral and lateral aspects including a detail of the maxillar toothrow of a subadult *Lutra lutra* skull from the Panjshir-Valley near Kabul, Afghanistan. Greatest length 107 mm. Skull deposited at Museum für Naturkunde im Reiss-Museum, Mannheim, RM 36.

equal the dimensions given by Ognev (1931) for *L. l. seistanica* (11.3; 13.1; 12.2 ZMAS 10029). We tentatively assign the RM 36 to the same subspecies on the basis of the comparatively large dimensions already shown at that age.

Data on body mass (W) in g, head and body length (HB) and tail length (TL) in mm of otter skins from Afghanistan are summarized below; they are taken from Birula (1912), Nauroz (1974), and ZFMK material (ZFMK Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig Bonn; ZMAS Zoological Museum of the Russian Academy of Sciences; ZMK Zoological Museum Kabul).

No.	W	HB	TL	Origin
ZMK 2062	2950	510	200	Khanabad
ZMK 2305	1750	500	280	Panjshir
ZMK 2304	1376	430	250	Khanabad
ZMK 2303	1400	450	260	Khanabad
ZMK 2098	3200	520	335	?
ZFMK 93.383	?	660	400	Faizabad, fur market
ZFMK 93.384	?	940	600	Kabul, fur market
ZMAS 8363	?	1040	660	Seistan
ZMAS 8364	?	900	670	Seistan

We are aware of the insufficiencies of dried skin measurements, but due to lack of other data we rather tend to list the material than to omit it. Furs from a private collection of G. Kühnert showed the following dimensions: max. HB 930, min. HB 740; max. TL 600, min. TL 330 (n = 20). Comparing the ZMK material with otter skins purchased by G. Kühnert from the Panjshir River Valley in the vicinity of Kabul and two skins at ZFMK, the material deposited at ZMK appears to represent very young otters. Harris (1968), when comparing HB and TL of Iranian and Russian otters skins, found Seistan otters to have considerably long tails. Adult otters in Kühnert's skin collection and adult ZFMK 93.384 specimen showed an average TL of 506 (n = 15). Our results show a larger range of Afghanian otter skin dimensions compared to the few data recorded before. It is thus not astonishing that Harris (1968) still reported significantly long tails (n = 2) for *L. l. seistanica*. Afghanian otter skins at ZFMK and the Kühnert collection show a distinct contrast between face and throat. The throat fur colouration is very brigth, sometimes almost white and sharply separated from the face and neck. In five specimens (incl. ZFMK 93.384) a yellowish underfur is clearly visible on the throat. Additionally, the underpart tail colouration of all examined Afghanian specimens is comparatively pale. Unfortunately, we cannot give details on seasonal variation as the exact date of virtually all collected skins is unknown. We conclude that the fur measurements and colouration of the Afghanian material examined correspond to *L. l. seistanica* as indicated by Heptner et al. (1974).

Distribution of *L. lutra* in Afghanistan

To date, the most comprehensive work on mammals of Afghanistan has been published by Hassinger (1973) who compiled almost all available data prior to 1968.

Niethammer (1967) reported that one could easily find up to 40 otter furs on a day visit to Kabul's fur market, with the biggest proportion reportedly coming from the Maidan Valley. He also quoted the local name given to the otter by the fur traders as "saghe obi". Niethammer (1983), in his checklist of Afghanian mammals, commented on *L. lutra*: "only known from bazar furs, unsubstantiated records and unconfirmed observations". However, in 1974 Nauroz presented a comprehensive checklist of Afghanian carnivores based on bazar surveys and fur trade records. According to him, the demand for otter furs was comparatively high. He emphasized the relatively high price the otter furs fetched at 500—1000 Afghani per piece (DM 25—50 in 1973) compared to the low numbers of furs found in bazars (n = 21). Otter furs were primarily used for collars. W. Rietschel (pers. comm. 1995) adds, that some Afghanian tribesmen wore caps trimmed with otter fur (e.g. during the famous Buskashy games). According to G. Kühnert, former keeper of the Zoological Museum Kabul and research assistant at Kabul Zoo, otter skins for sale were mostly untanned and in bad condition (pers. comm. 1995).

Otters were reportedly trapped along rivers with a barrier device made of stone walls and thorny bushes, leaving only one outlet for the animal to pass. Animals were then killed by a heavy stone placed on top of a baited wooden pole at the outlet of the barrier (Nauroz 1974). Naumann & Nogge (1973) also reported the shooting of otters.

All locations for *Lutra lutra* in Afghanistan are summarized in Fig. 2. Names of locations are as follows: 1 Faizabad (Hassinger 1973) and Faizabad fur market (Nauroz 1974); 2 Talig-an Valley near Khanabad (Naumann & Nogge 1973); 3 Khanabad, ZMK, as in Nauroz (1974); 4 Kunduz fur market (Nauroz 1974); 5 Pul-i-Khumri fur market (Nauroz 1974); 6 Mazar-i-Sharif fur market (Nauroz 1974) and Mazar-i-Sharif, ZMK, as in Nauroz (1974); 7 Murghab (Nauroz 1974); 8 Herat fur market (Nauroz 1974); 9 Juwain in Seistan (in Hassinger 1973); 10 Hamun-i-Puzak (in Hassinger 1973); 11 Helmand River (in Hassinger 1973); 12 Arghandab River (in Hassinger 1973); 13 Panjao, southern Koh-i-Baba Mountains (Nauroz 1974); 14 Maidan Valley (Niethammer 1967); 15 Kabul fur market (Nauroz 1974); 16 Panjshir Valley (Kühnert collection; Naumann & Nogge 1973; ZMK as in Nauroz 1974); 17 Anjuman Pass (in Hassinger 1973); 18 on Daria-i-Bajagul River in the upper Alingar Valley (Naumann & Nogge 1973); 19 Gusalik, Nuristan (in Hassinger 1973); 20 Kumar River drainage area east of Jalalabad (in Gaisler et al. 1968); 21 Bashgul River, Nuristan (Naumann & Nogge 1973); 22 observation at Sust-i-Bala in 1971, Wakhan Corridor (Naumann & Niethammer 1973) and according to Grote (1951) "...abundant in the Western Pamir...“; 23 type locality of *oxiana* Birula, 1914; 24 type locality *seistanica* Birula, 1914.

Nauroz (1974) found *L. lutra* to occur in Afghanistan from 400 to 2900 m and, according to local information presented to Naumann & Niethammer (1973), further eastward in the Wakhan Corridor otters reach Babab Tangi at 3000 m a. s. l. Nauroz (1974) stated that otters do occur in virtually all river systems of Afghanistan, except for the only seasonally flooded Hari-Rud Valley.

Few records are available from otters in captivity: according to Nauroz (1974), eight otters were held at Kabul Zoo from July 1969 until March 1973, but apparently the animals did not breed. We presume that the Kabul Zoo does not exist anymore.

The situation of otters close to the Afghanian border

According to Roberts (1977) Eurasian otters were rare in the 1970s in the Pakistani regions bordering Afghanistan (river valleys of Swat, Chitral and Kaghan). He stated

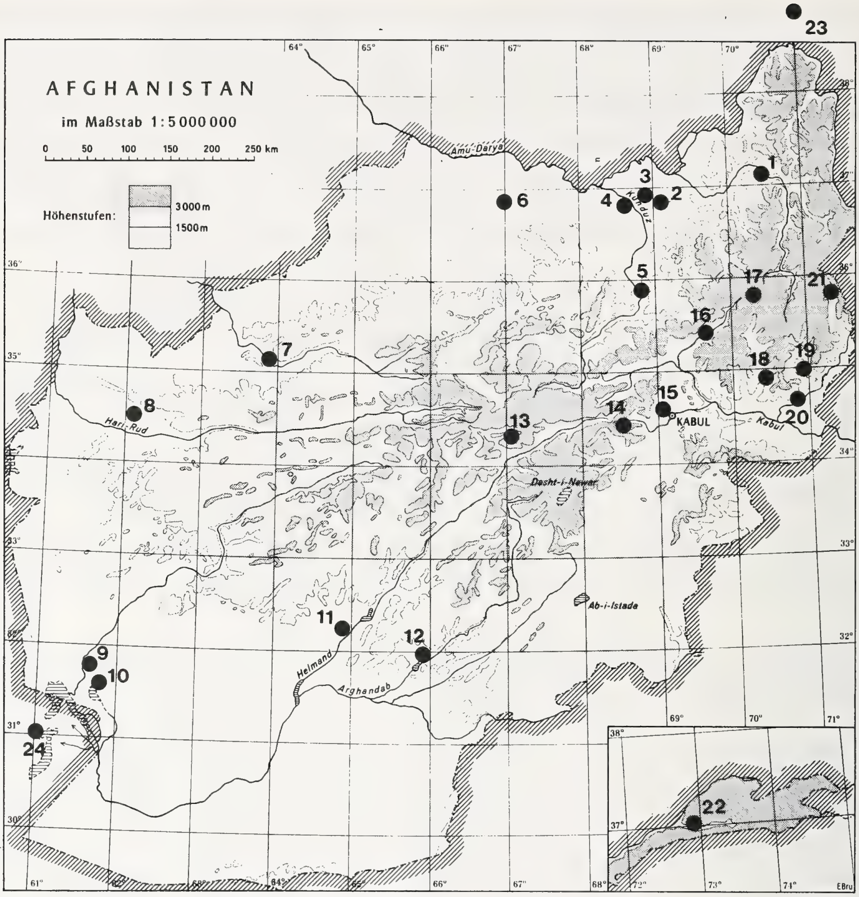

AFGHANISTAN
im Maßstab 1:5 000 000
0 50 100 150 200 250 km
Höhenstufen:
3000m
1500m
Amu-Darya
Kunduz
Hari-Rud
KABUL
Kabul
Dasht-i-Nawar
Ab-i-Istada
Helmand
Arghandab
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
61°
62°
63°
64°
65°
66°
67°
68°
69°
70°
71°
72°
73°
74°
30°
31°
32°
33°
34°
35°
36°
37°
38°
EBru

Fig. 2: Distribution of the Eurasian Otter *Lutra lutra* in Afghanistan. For locality references see text.

that even furriers admitted a decrease of otter fur supply. Chaudry (1991) emphasized the conflict between *L. lutra* and trout fisheries in the aforementioned areas since 1950, leading to government bounties offered for killed otters. Bounties were withdrawn in 1970. *L. lutra* reportedly shows seasonal migration behaviour in Kashmir, following spawning carps up to 3600 m or more in summer and descending again in winter (Prater 1980). For the Irani-Afghanian border, Misonne (1959) referred to the Seistan otters in the note of Birula (1912), not giving any new information. According to Novikov (1956) *L. lutra* was very rare in Uzbekistan east of Samarkand on the Zeravshan River, but Ognev (1931) listed the species as being quite abundant in Turkestan. The latter author also reported the high value of otter pelts fetched among the Kirgizians. Due to time constraints, other literature on otters from the former Soviet Central Asian republics (Romanovski 1991) was not consulted.

In the Indus River Basin to the south and east of Afghanistan lives a different species of otter, geographically separated by several montain ranges reaching to 3000 m and more. The smooth-coated otter *Lutrogale perspicillata* is known as a lowland species from Pakistan (where it occurs sympatrically with *L. lutra*) but has been recorded from a height of about 1000 m from Myanmar (U Tun Yin 1967). Hence a possible expansion of smooth-coated otters expanding via connecting valleys from Pakistan (e.g. Kabul River Valley at 500 m a. s. l.) was assumed earlier (Naumann & Nogge 1973), but we found no evidence for the presence of *L. perspicillata* in Afghanistan.

Conservation of otters and wetlands in Afghanistan

Afghanistan has been a Contracting Party to CITES since 1986 and has signed the Biodiversity Convention. However, it is not a Contracting Party to the Ramsar Convention (S. Frazier, pers. comm. 1995). According to Nauroz (1974), Afghanian legislation in 1973 allowed foreigners to legally export up to ten furs without restrictions. Between 1989 and 1993 no trade in otters was reported to CITES (A. Bräutigam & L. Collins, in litt. 1995).

The country has been ravaged by war and political turmoil over the last 20 years, but living resources have suffered from human influence such as grazing, woodcutting and hunting for a much longer period. Last information concerning conservation efforts date back to Sayer (1979), who reported the gazettal of five wildlife sanctuaries (i. e. Ab-i-Estada, Ajar Valley, Dashte Nawar, Kole Hashmat Kahn near Kabul and Pamir-i-Buzurg in the Wakhan Corridor). The only current information concerning area conservation and species protection from Afghanistan is the compilation of Evans (1994), who presumed that current on-the-ground protection in conservation areas is non-existent. He listed 17 important bird areas, including three wetlands of international importance, all of them already significantly threatened by deforestation and damming of major rivers (e. g. Hamun-i-Punzak in Seistan). A crucial constraint to Afghanian wildlife conservation is the tradition of hunting, mixed with today's weapon techniques and the availability of these during war. Wetland habitat protection as proposed by Evans (1994) has proven to be one of the best means to safeguard otter populations, but any conservation implementation in a war-struck country has to wait for political changes first.

Acknowledgements

The authors are grateful for the support and information provided by Rainer Hutterer (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn), Wolfram Rietschel (Zoologischer Garten Wilhelma, Stuttgart), Sylvia Gutenberger (Institut für Zoologie, Universität Hohenheim, Stuttgart), Gerd Kühnert (Queckborn bei Grünberg), Scott Frazier (IWRB, Slimbridge), Amie Bräutigam (IUCN/SSC Trade Specialist Group, Cambridge), Lorraine Collins (World Conservation Monitoring Centre, Cambridge), Alfred Feiler (Museum für Tierkunde, Dresden), Dieter Kock (Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt) and Richard Kraft (Zoologische Staatssammlung, München). We are also indebted to R. Hutterer for his valuable comments on the manuscript.

Zusammenfassung

22 Fundorte des Eurasischen Fischotters *Lutra lutra* aus Afghanistan wurden nachgewiesen. Körper- und Schädelmaße afghanischer Otterbelege wurden mit Material aus den umgebenden Regionen verglichen. Otter kommen in Afghanistan in Höhen von 400 bis 3000 m ü. M. vor, wobei die meisten Nachweise aus dem östlichen Landesteil vorliegen. Aus den 70er Jahren werden Daten über den Fellhandel und zu den Jagdmethoden referiert.

References

Birula, A. (1914): Notice sur la loutre du Pamir, *Lutra lutra oxiana* n. subsp. [in Russian]. — Ezhegodnik zoologicheskogo Muzeja Rossikoj Akademii Nauka 19: 21—24.

Birula, A. (1912): Data on the classification and geographical distribution of mammals, III, Carnivora, collected by N. A. Zarudnyi in Persia [in Russian]. — Ezhegodnik zoologicheskogo Muzeja Imperatorskoj Akademii Nauka 17: 274—277.

Chaudry, I. U. 1991: Otters in Pakistan. — In Reuther, C. & R. Röchert, eds.: Proceedings of the V. International Otter Colloquium. Habitat 6: 71—72.

Corbet, G. B. & J. E. Hill (1992): The mammals of the Indomalayan region. — Oxford University Press, Oxford.

Evans, M. I., comp. (1994): Important bird areas in the Middle East. — BirdLife Conservation Series 2, Cambridge.

Foster-Turley, P. (1991): The status of otters in Asia. — In Reuther, C. & R. Röchert, eds.: Proceedings of the V. International Otter Colloquium. Habitat 6: 21—25.

Foster-Turley, P., S. M. Macdonald & C. F. Mason, eds. (1990): Otters — an action plan for their conservation. — IUCN, Gland.

Foster-Turley, P. & C. Santiapillai (1990): Action plan for Asian otters. — pp. 52—63 in Foster-Turley, P., S. M. Macdonald & C. F. Mason, eds.: Otters — an action plan for their conservation. IUCN, Gland.

Gaisler, J., D. Povolny, Z. Sebek & F. Tenora (1968): Faunal and ecological review of the mammals occurring in the environs of Jalalabad. III, Carnivora, Lagomorpha. — Zool. Listy 17: 185—189.

Grote, H. (1951): Übersicht über die Säugetierfauna des Pamirgebietes. — Zool. Garten, N.F. 18: 142—145.

Harris, C. J. (1968): A study of recent Lutrinae. — Weidenfeld & Nicholson, London.

Hassinger, J. D. (1973): A survey of the mammals of Afghanistan resulting from the 1965 Street Expedition (excluding bats). — Fieldiana Zoology 60: 1—195.

Heptner, V. G., N. P. Naumov, P. B. Jürgenson, A. A. Sludski, A. F. Cirkova & A. G. Bannikov (1974): Die Säugetiere der Sowjetunion. Band II: Seekühe und Raubtiere. — G. Fischer, Jena.

Hodl-Rohn, I. (1974): Verhaltensstudien an drei zahmen Glattottern, *Lutra* (*Lutrogale*) *perspicillata* (I. Geoffroy, 1826) — Säugetierk. Mitt. 22: 17—28.

Misonne, X. (1959): Analyse zoogéographique des mammifères de l'Iran. — Mém. Inst. Royal Sci. Nat. Belg. 2(59): 1—32 + map.

Naumann, C. & J. Niethammer (1973): Die Säugetierfauna des afghanischen Pamir und des Wakhan. — Bonn. zool. Beitr. 24: 237—248.

Naumann, C. & G. Nogge (1973): Die Großsäuger Afghanistans. — Z. Kölner Zoo 16: 79—93.

Nauroz, M. K. (1974): Raubtiere (Mammalia — Carnivora) Afghanistans. — Unpubl. thesis, Univ. Bonn.

Niethammer, J. (1983): Die Säugetierfauna Afghanistans. — Mitt. Dtsch. Orient Inst. 22: 211—228.

Niethammer, J. (1967): Pelztierfelle im Basar von Kabul. — Das Pelzgewerbe N.F. 1: 7—9.

Novikov, G. A. (1956): Carnivorous mammals of the fauna of the USSR. — Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem 1962.

Ognev, S. I. (1931): Mammals of Eastern Europe and Northern Asia. Vol. II: Carnivora (Fissipedia). — Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem 1962.

Pocock, R. I. (1941): Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Mammalia. Vol. II (Carnivores partim). — Taylor & Francis, London.
Pohle, H. (1919): Die Unterfamilie der Lutrinae. (Eine systematisch-tiergeographische Studie aus dem Material der Berliner Museen). — Arch. Naturgesch. 85 Abt. A(9): 1—247.
Prater, S. H. (1980): The book of Indian animals. — Corr. reprint, Bombay Natural History Society, Bombay.
Roberts, T. J. (1977): The mammals of Pakistan. — E. Benn, London & Tonbridge.
Romanowski, I. (1991): Recent otter bibliography. — In Reuther, C. & R. Röchert, eds.: Proceedings of the V. International Otter Colloquium. Habitat 6: 129—131.
Sayer, J. A. (1979): Conservation in Afghanistan. — Tigerpaper 6: 41—42.
U Tun Yin (1967): Wild Animals of Burma. — Rangoon Gazette, Rangoon.
Zarudnyi, N. A. (1900): Excursions to North-east Persia [in Russian]. — Zap. Akad. Nauka 10: 40—42.

Roland Melisch, c/o Schwind, M.-Grünewald-Str. 19, D-67346 Speyer. — Dr. Gerhard Rietschel, Museum für Naturkunde im Reiss-Museum, D-68030 Mannheim

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 377—383	Bonn, Juni 1996

Extralimital records of the Ringed Seal, *Phoca hispida* Schreber, 1775, on the West-European continental coast

P. J. H. van Bree

Abstract. A review is published of the extralimital records of the Ringed Seal, *Phoca hispida*, on the West-European continental coast (northern Denmark to southern Spain). Before World War II the species was rarely observed but at present almost every year a Ringed Seal, mostly young females, can be found on the mentioned coast. That at present more specimens are seen, is due to increased observer effort, better identification manuals and the creation of seal rescue centres, where seals are not only taken care of, but also can be studied at close quarters.

Key words. Ringed Seal, *Phoca hispida*, Denmark, Germany, The Netherlands, Belgium, France, Spain & Portugal.

On the West-European continental coast (northern Denmark to southern Spain) only two seal species can be found permanently, viz. the Common or Harbour Seal, *Phoca vitulina*, and the Grey Seal, *Halichoerus grypus*. The first one is found along the coast of Denmark, Germany, the Netherlands, Belgium (only stragglers) and France (a small colony at the mouth of the river Somme). The second species formerly occurred along the Danish North Sea coast (Holm Joensen et al. 1976) and actually small colonies are found on high-lying shoals off the Atlantic coast of Germany (Scheibel & Weidel 1988) and the Netherlands ('t Hart et al. 1988). Furthermore they can be found on islands around Brittany (Duguy 1988).

All other seal species found on the coast are stragglers, either from the Arctic North (Walruses — *Odobenus rosmarus*, Hooded Seals — *Cystophora cristata*, Harp Seals — *Phoca groenlandica*, Bearded Seals — *Erignathus barbatus* and Ringed Seals — *Phoca hispida*) or from the South (Monk Seals — *Monachus monachus*). Among the stragglers the Ringed Seal is the most numerous one.

From before the Second World War only a few records are known: in the Netherlands three specimens (see compilation in van Bree et al. 1992) and in France two animals (Duguy 1988, Robineau 1992). It is further known that during the period 1918—1927 in the area of the North Sea coast of Denmark, six Ringed Seals were killed (Bøgebjerg Hansen in litt.) but it is not known where exactly. After 1945 only two Ringed Seals are reported from the Danish North Sea coast. One tagged specimen on the Island of Mandø on 4-VIII-1973, which had been set free on 27-VII-1973 in the Dutch Wadden Sea (van Haaften 1974). A second Ringed Seal was found near Norlev (37° 30' N, 09° 40' E). That animal had also been tagged previously; it was set free at the French coast (Duguy 1988). These two "secondary" finds are not recorded in table 1.

Along the Atlantic coast of Germany at least 12 Ringed Seals were found (Mohr 1952, Hagenbeck in litt. 1992, Drescher 1978, Schumann in litt. 1992, Heidemann in litt. 1992, Borkenhagen 1994). After World War II 24 specimens *Phoca hispida* have been reported in the Netherlands (see table 1). At present almost every year a Ringed Seal can be found on the Dutch coast.

On the Belgian coast for a long time no Ringed Seals were known till in 1987 three specimens were found and in 1988 again another one (Anon. 1987, Van Gompel 1987, 1990 and Van der Straeten in litt. 1992). Recently two *Phoca hispida* were captured and brought to the seal recovery centre at Pieterburen, the Netherlands. In France, besides the two specimens before World War II, three other Ringed Seals were reported (Duguy 1988). In Spain a Ringed Seal was found recently (Santiago Lens in litt. 1992) and from Portugal also one Ringed Seal has been recorded (Teixeira 1979).

Although outside the scope of this article, a Ringed Seal must be mentioned found in 1970 near Porto da Folga, on Ile de Graciosa of the Azores archipelago (Le Grand 1981). This animal shows quite well how far from the normal habitat stragglers can be found. Except for the last one, all the afore-mentioned records are enumerated in table 1.

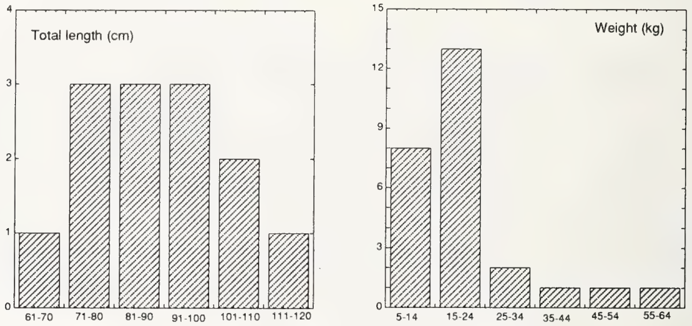


Fig. 1: Length and weight classes in a number of Ringed Seals found on the West-European continental coast. Note the rather short and light specimens.

Total lengths and weights are available for a number of specimens (see figure 1). It must be stated, however, that the measurements must be regarded with a certain caution because in many cases it is not known how exactly the total length was measured. Either from the tip of the snout till the fleshy end of the tail or from the tip of the snout till the end of the longest toe, with or without the nail. The lengths and weights are interesting if one realizes that Ringed Seals at birth weigh about 6.13 kg and are about 80 cm long (Smith 1987). At the end of the first year the males weigh about 21.7 kg and the females about 21.2 kg (Nazarenko 1968). Males of one year measure about 95 cm and females about 93 cm (Smith 1987). The total length of adult specimens ranges between 105 and 145 cm; the weight can be up to 100 kg. If we study the data in figure 1 in relation to the values enumerated above, it follows that on the West-European continental coast many Ringed Seals were found less than one year old, a fair number of juvenile specimens and only a few fullgrown animals.

There is, however, a complication. In 1921 Zukowsky described a small form of Ringed Seal, which he named *Phoca hispida pygmaea*. The type material of this tax-

Table 1: Extralimital records of Ringed Seals, *Phoca hispida*, on the West-European continental coast.

#	Date	Sex	Locality	Dept. etc.	Nation	Reference
1	before 1824	?	?	?	F	Robineau 1992
2	XII-1879	?	Rockanje	Zuid-Holland	NL	van Bree et al. 1992
3	29-VII-1889	♀	Zoutkamp	Groningen	NL	van Bree et al. 1992
4	20-XII-1911	♀	Ile de Batz	Finistère	F	Duguy 1988
5	VIII-1923	?	De Beer, Oostvoorne	Zuid-Holland	NL	van Bree et al. 1992
6	IX-1942	?	Wedel, near Hamburg	Schleswig-Holstein	D	Mohr 1952, Hagenbeck 1992 (in litt.)
7	20-VI-1957	?	Sylt	Schleswig-Holstein	D	Borkenhagen 1994
8	VII-1957	?	Eendrachtspolder, Texel	Noord-Holland	NL	van Haaften 1974
9	4-VII-1968	♀	S of De Koog, Texel	Noord-Holland	NL	van Haaften 1974
10	summer 1968	?	Tróia	Setubal	P	Teixeira 1979
11	23-VIII-1972	♀	Breskens	Zeeland	NL	Van der Straeten-Harrie 1974
12	29-XII-1972	?	Rilland-Bath	Zeeland	NL	van Bree et al. 1992
13	25-VII-1973	♀	Engelsmanplaat	Friesland	NL	van Haaften 1974
14	VIII-1975	♀	Friedrichskoog	Schleswig-Holstein	D	Drescher 1978
15	22-VII-1977	♂	Ameland	Friesland	NL	van Bree et al. 1992
16	1-VIII-1977	♀	near Zierikzee	Zeeland	NL	van Bree et al. 1992
17	5-VIII-1977	♀	Holwerd	Friesland	NL	van Bree et al. 1992
18	9-VI-1978	♀	De Slufter, Texel	Noord-Holland	NL	van Bree et al. 1992
19	21-VII-1979	♀	Schiermonnikoog	Friesland	NL	van Bree et al. 1992
20	4-IX-1979	?	Fedderwardersiel	Niedersachsen	D	Schumann 1992 (in litt.)
21	8-VI-1980	♀	Trischen	Schleswig-Holstein	D	Borkenhagen 1994
22	18-VI-1980	♀	Bergen-op-Zoom	Noord-Brabant	NL	van Bree et al. 1992
23	12-VIII-1980	♀	Ronce-les-Bains	Charente-maritime	F	Duguy 1988
24	16-X-1980	♀	Beneden Merwede	Zuid-Holland	NL	van Bree et al. 1992
25	12-VII-1981	♀	Cuxhaven	Niedersachsen	D	Schumann 1992 (in litt.)
26	18-VII-1982	♀	Rockanje	Zuid-Holland	NL	van Bree et al. 1992

Table 1: Extralimital records of Ringed Seals, *Phoca hispida*, on the West-European continental coast (continuation).

#	Date	Sex	Locality	Dept. etc.	Nation	Reference
27	28-VII-1982	♀	near Oosterhout	Noord-Brabant	NL	van Bree et al. 1992
28	4-I-1985	♂	Borkum	Niedersachsen	D	Schumann 1922 (in litt.)
29	2-VII-1985	♂	Borkum	Niedersachsen	D	Schumann 1992 (in litt.)
30	13-VII-1985	♂	Oudeschild, Texel	Noord-Holland	NL	van Bree et al. 1992
31	21-VII-1985	♂	Moddergat/Paesens	Friesland	NL	van Bree et al. 1992
32	25-VII-1985	♀	Terneuzen	Zeeland	NL	van Bree et al. 1992
33	6-VIII-1985	♀	St-Quentin-en-Tourmont	Somme	F	Duguy 1988
34	3-IX-1985	♂	Friedrichskoog	Schleswig-Holstein	D	Heidemann 1992 (in litt.)
35	3-II-1987	♀	Wenduinen	West-Vlaanderen	B	Van Gompel 1992
36	27-VI-1987	♂	Dieksanderkoog	Schleswig-Holstein	D	Heidemann 1992 (in litt.)
37	7-VII-1987	♂	Kallo near Antwerpen	Oost-Vlaanderen	B	Van Gompel 1992
38	7-VII-1987	♀	Zeebrugge	West-Vlaanderen	B	Van Gompel 1992
39	15-VII-1987	♀	Granville	Manche	F	Duguy 1988
40	15-VII-1987	?	Ouddorp	Zuid-Holland	NL	van Bree et al. 1992
41	1-VIII-1988	♂	near Pieterburen	Groningen	NL	van Bree et al. 1992
42	10-IX-1988	?	Spiekeroog	Niedersachsen	D	Schumann 1992 (in litt.)
43	10-IX-1989	♀	De Haan	West-Vlaanderen	B	Van Gompel 1992
44	14-VII-1990	♂	Breezanddijk	Friesland	NL	van Bree et al. 1992
45	18-VII-1990	♀	De Hors, Texel	Noord-Holland	NL	van Bree et al. 1992
46	6-IV-1991	♀	Wangerooge	Niedersachsen	D	Schumann 1992 (in litt.)
47	24-VII-1991	♂	Ria de Vigo	Pontevedra	E	Santiago Lens 1992 (in litt.)
48	7-XII-1991	♂	beach near Wassenaar	Zuid-Holland	NL	van Bree et al. 1992
49	18-VIII-1992	♂	Norddeich	Niedersachsen	D	Schumann 1994 (in litt.)
50	12-II-1994	♂	De Panne	West-Vlaanderen	B	’t Hart & Vedder 1994 (in litt.)
51	20-VII-1994	♀	Schiermonnikoog	Friesland	NL	’t Hart & Vedder 1994 (in litt.)
52	26-VII-1994	♀	Blankenberge	West-Vlaanderen	B	’t Hart & Vedder 1994 (in litt.)

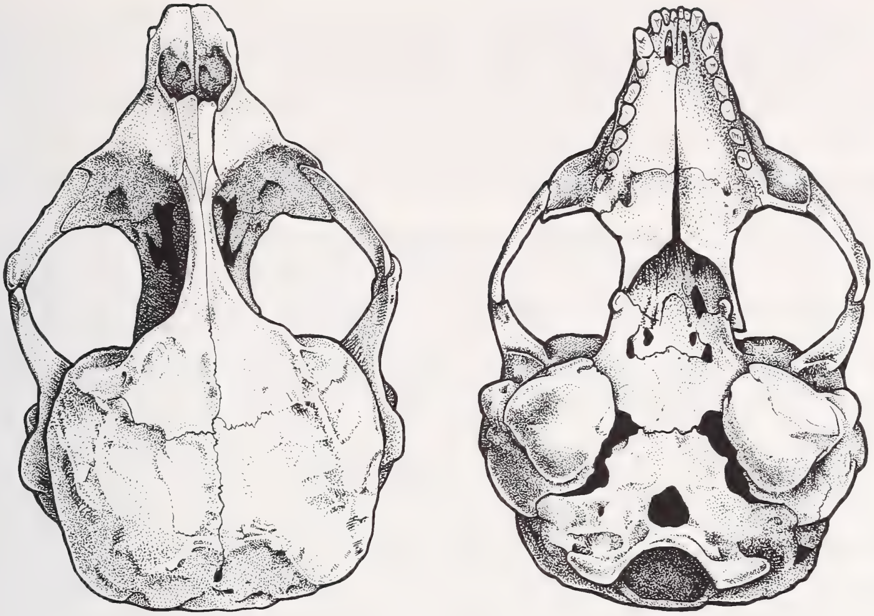


Fig. 2: Dorsal and ventral view of the calvarium of a female *Phoca hispida* forma *pygmaea*, found on the coast of Iceland, which lived in the Duisburg Zoo for more than two years. Total length of the animal 67 cm. Condylo-basal length 145 mm. Note the rather small facial part of the skull and the rather large orbits. J. Zaagman fecit.

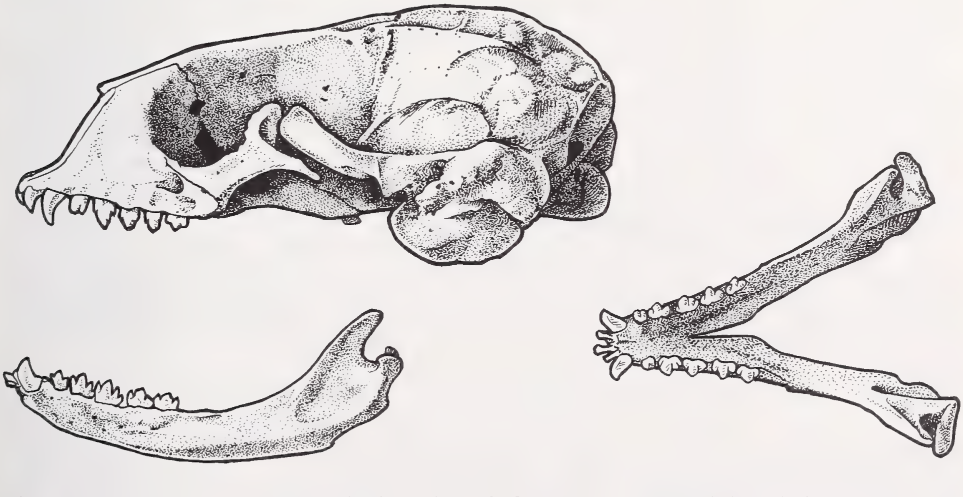


Fig. 3: Lateral view of the skull of *Phoca hispida* forma *pygmaea* and dorsal view of its mandibles. For more data, see legend of figure 2. J. Zaagman fecit.

on was destroyed during the last World War. Later studies (e. g. Mohr 1952, Smith 1987) showed that *pygmaea* animals do not form a geographically isolated population but can be found over the whole distribution area of the species, singly or together in small numbers. These small animals are stunted in their growth and do not represent a meaningful taxonomic unit. Among the animals found on the West-European coast were also a number of these small Ringed Seals (e. g. specimens 28, 35, 43, 46, 48, 52).

To identify, however, with certainty these stunted animals, one has to determine the age of the specimens (e. g. by studying thin tooth sections). However, most Ringed Seals found (often in a pitiful condition) had been brought to seal recovery centres and after some time were set free again. Therefore museum specimens showing the mentioned stunted growth are very rare. We can, however, show the skull of a female "dwarf" Ringed Seal found on the coast of Iceland, which lived from 16-II-1978 till 17-VII-1980 in the Duisburg Zoo (fig. 2 and 3). The skull and the skin are in the collection of the Zoo. For an earlier dwarf specimen in captivity, see Zukowsky (1914).

Ringed Seals are normally born in lairs covered by snow on stable fast ice in the Arctic North during early April. They are nursed till about the end of May. At the end of the nursing period they are fat and cylindrical but afterwards when they have to look for their food they become lean. At that period many start to wander. It is therefore not odd that most of the young Ringed Seals are found on the West-European coast during the months July and August. Rather unusual is the sex ratio of the animals found on the coast; in the sexed animals there were 27 females against only 14 males. In most mammal species the males wander more.

That Ringed Seals are able to cover long distances in relatively short times is demonstrated not only by the very young specimens found on the coast during July and August but also by the two afore-mentioned tagged specimens. They were set free in the Dutch Wadden Sea (nr. 13) and near Saint-Quentin-en-Tourmont in France (nr. 33) and were found later on the Danish Atlantic coast. The first animal covered about 260 km in 8 days, the second one about 1037 km in 44 days. This would mean average speeds of about 30 km/day and 23.5 km/day, respectively.

A question that urges itself upon the reader is why Ringed Seals were so seldom found before the Second World War and so much more afterwards. As has been stated already in the article by van Bree et al. (1992), the author believes that three causes can be advanced, viz. many more people interested in field biology, better identification manuals and the creation of seal recovery centres where animals brought in can be studied close by and at leisure.

The author gratefully acknowledges the help he received from E. Bøgebjerg Hansen, W. N. Ellis, W. Gewalt, C. Hagenbeck, L. 't Hart, G. Heidemann, E. Santiago Lens, W. Schumann, E. Van der Straeten and E. J. Vedder. He also wants to thank F. MacIntyre for reading the article and for his linguistic advice. H. Felten is thanked for his translation of the abstract into German.

Zusammenfassung

Nachweise der Ringelrobbe, *Phoca hispida* Schreber, 1775, an den westeuropäischen Festlandküsten. — Es wird eine Übersicht über Nachweise der Ringelrobbe, *Phoca hispida*, an den westeuropäischen Festlandküsten (nördliches Dänemark bis südliches Spanien) gegeben. Vor dem 2. Weltkrieg wurde die Art hier nur selten beobachtet; gegenwärtig jedoch werden Exem-

plare fast jedes Jahr an den erwähnten Küsten festgestellt. Meist handelt es sich um junge Weibchen. Diese größeren Fundzahlen beruhen auf verstärkten Beobachtungsbemühungen, besseren Identifizierungsunterlagen und der Schaffung von Robben-Rettungszentren, wo die Tiere nicht nur behandelt, sondern auch aus der Nähe beobachtet werden können.

References

Anon. (1987): CCBV-Vogelwacht Waasland redt verdwaalde Ringelrob. — Mens en Vogel 25: 227 + 229.

Borkenhagen, P. (1994): Nachweise nichtheimischer Robbenarten (*Odobenus rosmarus*, *Phoca hispida*, *Phoca groenlandica*, *Cystophora cristata*) an den Küsten Schleswig-Holsteins. — Säugetierk. Inf. 3 (18): 661—671.

Bree, P. J. H. van, E. J. Vedder & L. 't Hart (1992): Over vondsten van ringelrobben, *Phoca hispida*, op de Nederlandse kust. — Lutra 35: 90—97.

Drescher, H. E. (1978): Über den Fund einer Ringelrobbe, *Phoca hispida*, an der Nordseeküste von Schleswig-Holstein. — Zool. Anz. 200 (1/2): 141—144.

Duguy, R. (1988): Les phoques des côtes de France. — Ann. Soc. Sc. nat. Charente-Maritime, Suppl. 1988: 1—52.

Haaften, J. L. (1974): Zeehonden langs de Nederlandse kust. — Wet. Med. Kon. Ned. Natuurhist. Ver. 101: 1—36.

Hart, L. 't, A. Moesker, L. Vedder & P. J. H. van Bree (1988): On the pupping period of Grey Seals, *Halichoerus grypus* (Fabricius, 1791), reproducing on a shoal near the Island of Terschelling, The Netherlands. — Z. Säugetierk. 53: 59—60.

Holm Joensen, A., N.-O. Søndergaard & E. Bøgebjerg Hansen (1976): Occurrence of seals and seal hunting in Denmark. — Danish Rev. Game Biol. 10 (1): 1—20.

Le Grand, G. (1981): A propos de la capture d'un phoque aux Açores. — Mem. Mus. Mar (Zool.) 1 (9): 1—7.

Mohr, E. (1952): Die Robben der europäischen Gewässer: 1—283, 40 Tafeln (Paul Schöps Verlag — Frankfurt/Main).

Nazarenko, Yu, I. (1968): Sizes, growth and sexual dimorphism of the ringed seal (*Pusa hispida* Schreber, 1775). — Int. Cons. Explor. Sea (Mar. Mamm. Com.) (N.2): 7 unnumbered pages.

Robineau, D. (1992): Les types de carnivores marins (pinnipèdes) actuels du Muséum national d'Histoire Naturelle: Otariidae et Phocidae. — Bull. Mus. Natl Hist. Nat. Paris (4) 14 (A) (1): 251—267.

Scheibel, W. & H. Weidel (1988): Zum Vorkommen der Kegelrobben (*Halichoerus grypus* Fabricius, 1791; Phocidae, Pinnipedia) in Schleswig-Holstein. — Zool. Anz. 220: 65—70.

Smith, Th. G. (1987): The ringed seal, *Phoca hispida*, of the Canadian Western Arctic. — Can. Bull. Fish. Aquat. Sc. 216: 1-X, 1—81.

Teixeira, A. M. A. P. (1979): Marine Mammals of the Portuguese coast. — Z. Säugetierk. 44: 221—238.

Van Gompel, J. (1987): Nieuwe diersoort voor België: Ringelrob te Wenduine. — Natuurreservaten 1987 (2): 43.

Van Gompel, J. (1990): Zeldzame Ringelrob aan onze kust. — Natuurreservaten 12 (1): 30.

Zukowsky, L. (1914): Über einige seltene und kostbare Tiere in Carl Hagenbecks Tierpark. — Zool. Beobachter 55: 228—234.

Zukowsky, L. (1921): Beitrag zur Kenntnis von *Pusa hispida pygmaea.* — Arch. Naturgesch. (Abt. A.) 87: 191—199.

Dr. P. J. H. van Bree, Zoölogisch Museum, Universiteit van Amsterdam, Mauritskade 61, NL-1092 AD Amsterdam.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 385—388	Bonn, Juni 1996

Ein Weißwal, *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776), im Jadebusen

Friedrich Goethe

Abstract. In October/November 1983 an apparently adult and healthy white whale (*Delphinapterus leucas*) spent 30 days in the Jade Basin in the German part of the southern North Sea. Its movement were mapped (Fig. 1). The animal used deeper areas (shipping lanes and tidal channels) but no mud flats and sandy shallows. The whale's stay may have been due to the abundance of food as there were a great number of yound cod (*Gadus morhua*) and whiting (*Merlangius merlangus*) in 1983. It is likely that the individual in the German part of the southern North Sea (Jade Basin) was identical with the one that previously had swum through the Limfjord (Denmark) from the North Sea to the Baltic Sea and back (Fig. 2) and which was subsequently observed in the Dollart and the lower Elbe river.

Key words. Mammals, white whale, movements, North Sea, Germany.

Als der Bericht über einen vermutlich adulten Weißwal in der Jadebucht erfolgte (Goethe 1983), hatte das Tier diese Meeresbucht noch nicht verlassen. Mitteilungen von Beobachtern, namentlich Garnelenfischern, ermöglichten es, die ungefähren Routen aufzuzeichnen, die der Wal zwischen dem 18. 10. und dem 16. 11. 1983 im Jadebusen genommen hat. Eine Karte (Abb. 1) zeigt die „Wanderungen" des Weißwals.

Er tauchte (sensu stricto) vor allem in den tieferen Rinnen und Prielen auf, wie der Reede für Kleinschiffe vor dem Wilhelmshavener Südstrand, dem Fliegerdeich, im Schweinsrückenpriel westlich des Leitdammes in beiden Monaten sowie im Vareler Fahrwasser während der letzten Oktoberdekade. Der Besuch des Marine-Vorhafens in Wilhelmshaven am 22. 10. war von Angehörigen der Fregatte „Bremen" eingehend beobachtet worden (Goethe 1983). Der Weißwal hat sich am 8. 11. sowohl vor Wilhelmshaven als auch im Dangaster Außentief gezeigt, was mit einem übrigens mehrfach beobachteten raschen Ortswechsel dieses Tieres übereinstimmt. Nach Mörzer Bruyns (1971) legt der Weißwal maximal 6 kn (= 6 sm/h) zurück. Auf- und Untertauchdauer entsprachen etwa denen des berühmt gewordenen Weißwals im Rhein (Gewalt 1967). Dem Beobachter E. Horlitz (mdl.) fiel auf, daß der Wal bei ablaufendem Wasser oftmals gegen den Strom schwamm.

Am Wilhelmshavener Südstrand wurde der Weißwal an vielen Tagen zu einer rechten Attraktion für zahlreiche Spaziergänger, ja, man hatte fast den Eindruck, als hätten die vielen Schaulustigen den Wal selbst angeregt. Auch Jensen et al. (1987) beschreiben, daß der 1983er Wal („Valborg") bei der Virksund-Schleuse (Limfjord) eine „show abzog" und sich von Touristen sogar mit Fisch füttern ließ. Möglicherweise hatte der Weißwal dieses am Wilhelmshavener Südstrand auch erwartet. Dieses „menschenfreundliche" Verhalten am Limfjord und an der Jade könnte die Vermutung stützen, daß es sich um ein und dasselbe Exemplar gehandelt habe. Am Südstrand gelangte der Weißwal zuweilen so dicht an die Deichberme, daß man bei stil-

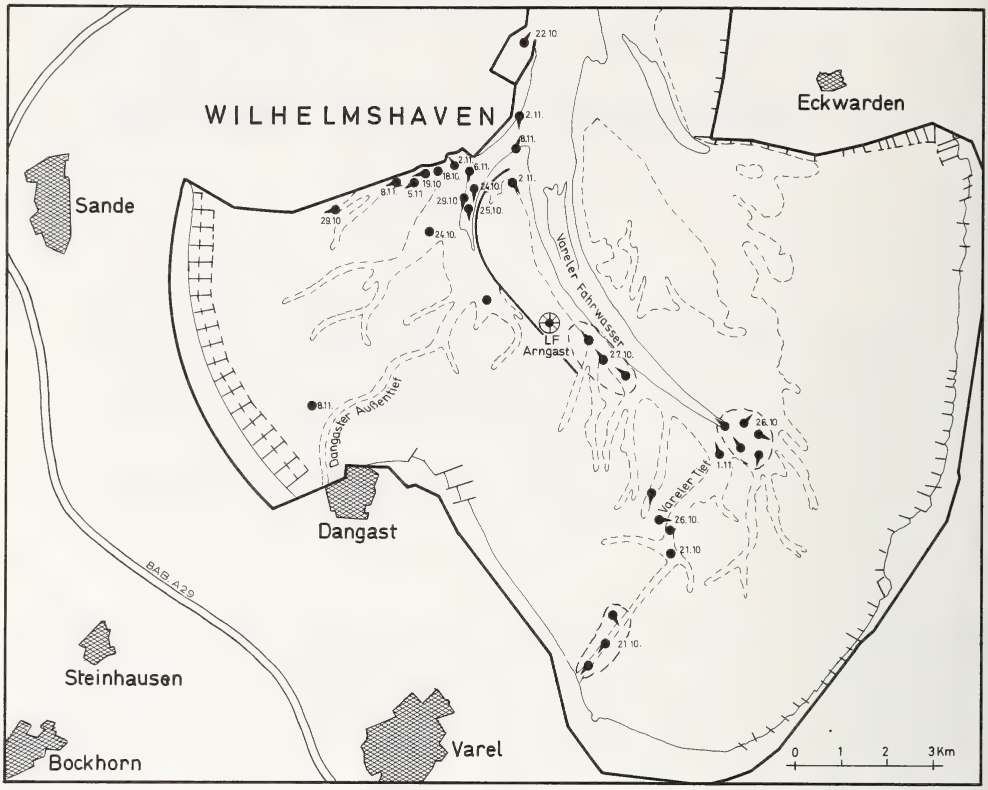

WILHELMSHAVEN
Eckwarden
Sande
22.10.
2.11.
8.11.
2.11.
6.11.
18.10.
19.10
8.11.
5.11
24.10.
2.11.
29.10
25.10.
29.10
24.10.
Vareler Fahrwasser
LF Arngast
27.10.
26.10
1.11.
8.11.
Dangaster Außentief
Vareler Tief
26.10.
21.10
21.10.
Dangast
BAB A29
Steinhausen
Bockhorn
Varel
0 1 2 3Km

Abb. 1: Die Bewegungen des Weißwals im Jadebusen zwischen 18. 10. und 16. 11. 1983. Spitzen zeigen in die Schwimmrichtung.

lem Herbstwetter die kräftigen Atemgeräusche des Tieres vernehmen konnte (R. Großmann, WZ 14. 11. 83). Wie schon Goethe (1983) erwähnt, ist wahrscheinlich das starke Auftreten von Kabeljau (*Gadus morhua*) und Wittlingen (*Merlangius merlangus*) in der Jade Hauptursache für Erscheinen und relativ langes Verweilen des Weißwals in dieser Meeresbucht gewesen. Auf diesen Umstand hatten schon 1983 Garnelenfischer und E. Horlitz hingewiesen. Rauck (1984) bestätigte, daß es sich um vermehrtes Vorkommen von Jungfischen der genannten Arten des Jahrgangs 1983 gehandelt habe. Fischer dürften also diesen Weißwal deshalb als „Freund" betrachtet haben, da er ihnen „lästige" Predatoren von Garnelen dezimierte. Nach Horlitz (mdl.) dürfte der häufige Besuch vor dem Südstrand mit den in diesem tiefen Priel besonders zahlreichen Jungfischen zusammengehangen haben. Das Erscheinen einiger Weißwale 1983/84 so weit südlich wollen Jensen et al. (1987) auf klimatische Veränderungen in der Arktis zurückführen.

Es besteht wohl kaum ein Zweifel daran, daß der Weißwal im Jadebusen identisch war mit dem Individuum, das vorher zwischen Mai und September 1983 von der Nordsee in den Limfjord schwamm, diesem bis ins Kattegatt folgte und durch diesen

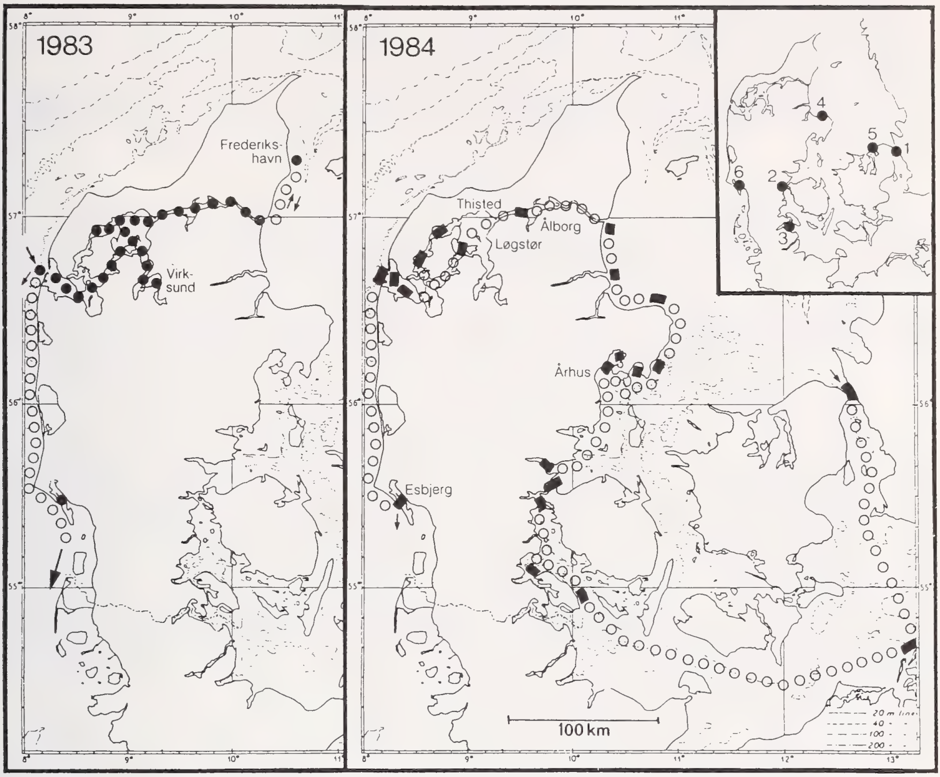


Abb. 2: Feststellungen von Weißwalen in dänischen Gewässern. Die kleine Karte rechts oben zeigt Beobachtungen und Strandungen/Fänge bis 1983, die großen Karten zeigen die Hauptrouten eines Weißwals 1983 und 1984. Aus Jensen, Kinze & Sørensen 1987.

Fjord wieder in die Nordsee zurückfand, eine Reise, die von Jensen, Kinze & Sørensen (1987) beschrieben wurde (s. Abb. 2). Den Autoren zufolge hielt sich der Wal anschließend zwischen dem 14. und 21. September bei Esbjerg auf, danach um den 12. Oktober hart nördlich von Sylt, um dann in die Jadebucht einzuwechseln. Von dieser wandte sich der Weißwal in den Dollart und von dort zur Unterelbe. Dazu einige Daten von (angeblichen) Beobachtungen:

22. 12. 1983	Vor Cuxhaven (Fähre „Prinz Hamlet")
31. 12. 1983	10.30 Uhr Elbe Höhe Othmarschen-Övelgönne
31. 12. 1983	12.30 Uhr Höhe Nienstedten-Teufelsbrücke
2. 1. 1984	St. Pauli-Landungsbrücken
8. 1. 1984	Nebenelbe bei Pagensand zwischen Wedel und Glückstadt.

Im Hamburger Raum gab es Aktionen von Greenpeace (Vorbereitungen zu einem Rettungsfang, Beobachtungen, Schutzaufrufe an die Schiffahrt). Eine bekannte Boulevard-Zeitung schrieb von „Riesenwal" und machte wiederum übertriebene Angaben über den „Willem". Der 1984 in Jütland und in der Ostsee bis Rügen festgestellte Weißwal war nach Auffassung von Jensen et al. (1987) nicht derselbe wie 1983 (s. Abb. 2).

Weißwale dringen offenbar gern in Flüssen weit stromaufwärts. So gelangte nach Mörzer Bruyns (1971) ein Exemplar 700 km den Yukon hinauf; fast ebenso weit schwamm ein anderer „auf Bergfahrt" in den St. Lorenz-Strom. Die „Rheinreise" eines Weißwals bis Bad Honnef ist noch in mancher Erinnerung (Gewalt 1967).

Danksagung

Folgenden Beobachtern sage ich meinen Dank für wichtige Mitteilungen: Wilfried Albers (Cleverns, MS „Oldenburg"), Michael Alms (Wilhelmshaven), M. Bunger (Varel), Beate Filip (Wilhelmshaven), Rudolf Großmann (Wilhelmshaven-Sengwarden)*, Heike Hennig (Wilhelmshaven), Soldat Henze (Fregatte „Bremen"), Emil Horlitz (Wilhelmshaven)*, Olav Huismann (Wilhelmshaven), Fritz Lange (Dangast), Soldat Schneider (Fregatte „Bremen"), Olav Stamsen (Wilhelmshaven), Emil Tiemann (Wilhelmshaven), Horst Wilters (Varel)*.

Zusammenfassung

Ein offensichtlich adulter und gesunder Weißwal (*Delphinapterus leucas*) hielt sich Oktober/November 1983 30 Tage im Jadebusen (südliche deutsche Nordsee) auf. Seine „Wanderungen" wurden kartiert (Abb. 1). Das Tier kam immer wieder an einige tiefe Stellen (Fahrwasser, Priele, Rinnen), jedoch nicht über flache Sände und Watten. Da gleichzeitig ein starkes Auftreten von Jungdorschen (*Gadus morhua*) und Wittlingen (*Merlangius merlangus*) des Jahrgangs 1983 registriert werden konnte, dürfte der längere Aufenthalt des Weißwals mit dem maximalen Nahrungsangebot zusammenhängen. Es ist wahrscheinlich, daß dieser Weißwal mit dem Individuum identisch ist, das vorher im jütländischen Limfjord von der Nordsee zum Kattegatt und zurück geschwommen ist und das im Anschluß an den Aufenthalt in der Jadebucht im Dollart und in der Unterelbe beobachtet werden konnte.

Literatur

Goethe, F. (1983): Wale und Delphine in den niedersächsischen Küstengewässern und Flüssen. — Drosera '83: 45—68.

Gewalt, W. (1967): Über den Beluga-Wal, *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776) im Rhein bei Duisburg. — Z. Säugetierk. 32: 65—86.

Jensen, B., C. Ch. Kinze & Th. B. Sorensen (1987): Oberservations of White Whale (*Delphinapterus leucas*) in Danish waters during 1983 and 1984. — Natura Jutlandica 23: 85—88.

Mörzer Bruyns, W. F. J. (1971): Field guide of whales and dolphins. — RIVON Verhandeling Nr. 6, Amsterdam.

Rauck, G. (1984): Schlechte Fangverhältnisse in der Deutschen Bucht im Januar 1984. — Informationen für die Fischwirtschaft 31: 22—25.

Dr. Friedrich Goethe, Kirchreihe 19B, D-26384 Wilhelmshaven.

---

* Foto- bzw. Filmaufnahmen angefertigt.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 389—398	Bonn, Juni 1996

Sightings of *Delphinus* cf. *tropicalis* Van Bree, 1971 in the Red Sea

C. Smeenk, M. J. Addink, A. B. van den Berg,
C. A. W. Bosman & G. C. Cadée

Abstract. *Delphinus tropicalis* Van Bree, 1971 is an extremely long-beaked form occurring in neritic habitats in the northern Indian Ocean and neighbouring seas. In June 1984 and March 1993 we observed dolphins in the southern Red Sea which agreed with the external characters described for this form. The animals were identified with *tropicalis* by their most prominent feature: a very long beak as compared to *D. delphis* L., 1758 from the North Atlantic and Mediterranean Sea. The beak also appeared considerably longer than in *D. capensis* Gray, 1828 from the eastern Pacific and South Africa. The taxonomic history and distribution of *D. tropicalis* is reviewed. A limited study of six *Delphinus* skulls from the Arabian peninsula suggests that *D. tropicalis* and *D. capensis* cannot be readily separated. It is suggested that *D. tropicalis* may constitute a very long-beaked form or population of *D. capensis*.

Key words. *Delphinus tropicalis*, *D. capensis*, Red Sea, Arabia, taxonomy, distribution.

Introduction

A plethora of names has become available for the many varieties of the cosmopolitan genus *Delphinus* L., 1758; see the review by Hershkovitz (1966). Most modern handbooks on Cetacea, however, recognize only one highly variable species, *Delphinus delphis* L., 1758 (Hershkovitz 1966, Leatherwood & Reeves 1983, Evans 1987, Martin et al. 1990, Klinowska 1991). The complexity of the problem is illustrated by the fact that Banks & Brownell (1969) distinguished two species in the eastern Pacific: *D. delphis* and *D. bairdii* Dall, 1873, the latter having been treated as a valid subspecies by Hershkovitz (1966). Brownell et al. (1982), following Van Bree & Purves (1972), synonymize *bairdii* with *delphis* but distinguish another species, *D. tropicalis* Van Bree, 1971. In a revised edition of this 1982 checklist, Mead & Brownell (1993) include the latter form with *delphis* again, thus reverting the genus *Delphinus* to monotypy. Evans (1994) appears indecisive as to recognizing one or three species of *Delphinus*.

Heyning & Perrin (1994) studied large samples of *Delphinus* from the eastern North Pacific, using both external and skeletal characters. They arrive at the conclusion that in this area there are indeed two species occurring in part sympatrically: a short-beaked and a long-beaked form. Their review of earlier publications on the subject and of the many available names reveals that the short-beaked form is conspecific with *D. delphis*, the long-beaked form with *D. bairdii* which, however, is synonymized with *D. capensis* Gray, 1828, as was earlier suggested by Van Bree & Purves (1972). According to Heyning & Perrin (1994), *D. delphis* occurs in tropical and temperate waters of the Atlantic and Pacific Oceans, whereas *D. capensis* is as yet known from rather scattered localities in tropical and warm-temperate waters of the Atlantic, Indian and Pacific Oceans, between 40° N and 40° S. Moreover, *D. delphis* occurs in both oceanic and inshore waters, whereas *D. capensis* appears to be restricted to inshore, neritic conditions. The conclusions of Heyning & Perrin (1994) are corroborated by the outcome of a genetic analysis of material from the eastern North Pacific and the Black Sea (Rosel et al. 1994).

No material of *D. tropicalis* has been included in the study by Heyning & Perrin (1994) though these authors do review the literature on this putative species and compare the published characters with the two species distinguished by them. They conclude that the colour pattern of *tropicalis* does not seem to differ from that of *capensis*. The skull characters, however, stand out in that they exceed those of *capensis* in the average number of teeth, in rostral length, and particularly in the ratio rostral length/zygomatic width. For this reason, and because material attributed to *D. capensis* and to *D. tropicalis* has been collected on the coasts of the Arabian peninsula (Van Bree & Gallagher 1978), they tentatively keep the two species apart while leaving open the possibility that *tropicalis* would eventually turn out to be an extremely long-snouted form of *capensis*.

History and distribution of *Delphinus tropicalis*

After having slumbered in the synonymy of *Delphinus delphis* for a long time, the nominal species *D. longirostris* Cuvier, 1829, based on a skull from Malabar, India, was given specific status again by Van Bree (1971 a) under the name *D. dussumieri* Blanford, 1891, since Cuvier's name was preoccupied and therefore unavailable for the genus *Delphinus*. The same, however, applied to the name given by Blanford so that Van Bree (1971 b) renamed the species *D. tropicalis*. Apart from the holotype, Van Bree (1971 a) studied two specimens collected off Berbera, north-western Somalia.

Pilleri & Gihr (1972 a, b) identified the species among material from Pakistan: a skull from the surroundings of Karachi (1972 a) and five specimens collected on the Makran coast (1972 b). Later, Pilleri & Gihr (1974) discovered two more specimens originating from the Malabar coast, India.

Van Bree & Gallagher (1978) described three skulls from the west coast of Sharjah, United Arab Emirates, in the eastern Arabian (Persian) Gulf, and included a skull from the South China Sea (probably collected near Pontianak, Borneo, Indonesia) in *D. tropicalis*, thereby extending the species' known range far beyond the limits of the north-western Indian Ocean. The authors referred a skull from the Khuria Muria Islands, Oman, to *D. delphis*; this specimen was identified with *D. capensis* by Heyning & Perrin (1994), based on the measurements published by Van Bree & Gallagher (1978). Another specimen of *D. tropicalis* from the South China Sea, caught in the Beibuwan Gulf (Gulf of Tonkin) was examined by Zhou et al. (1980).

De Silva (1987) mentions one skull of *D. tropicalis* from Sri Lanka and one specimen from the Sind coast, Pakistan. A photograph of the Sri Lanka skull was published by Leatherwood & Reeves (1989) who also give a record of an otherwise unspecified "common dolphin" from Trincomalee, Sri Lanka. Robineau & Rose (1984) reported on two specimens from Djibouti. Small & Small (1991) identified an animal caught off northern Somalia with *tropicalis* (the exact locality was not given). These authors observed many groups of *Delphinus* along the Somali coast but could only identify the above specimen that was caught.

Gallagher (1991) records one skull of *D. tropicalis* from the eastern tip of Oman; all other specimens of *Delphinus* from that country were identified with *delphis*. The identifications were carried out by P. J. H. van Bree. Unfortunately, however, Gallagher (1991) does not give the criteria for referring the material to one species or another. In his enumeration, he includes the Arabian material studied earlier by Van Bree & Gallagher (1978), but omits a skeleton from Bahrain, southern Arabian Gulf, identified as *D. tropicalis* by P. J. H. van Bree and preserved in the Zoological Museum Amsterdam (ZMA 20.294, coll. 26-ii-1978). In their review, Heyning & Perrin (1994) include the waters off Oman within the distribution area of *D. capensis*, which here would occur sympatrically with *D. tropicalis*. As these authors do not refer to Gallagher (1991), their map in this respect is based on the skull from the Khuria Muria Islands only, mentioned by Van Bree & Gallagher (1978). Finally, Henningsen & Constantine (1992) recorded two sightings of *D. delphis* in the northern Persian Gulf, and Robineau & Fiquet (1994) found two skulls identified as *delphis* on Abu Ali Island, Saudi Arabia, in the same area. None of these authors give any details of their criteria for identification.

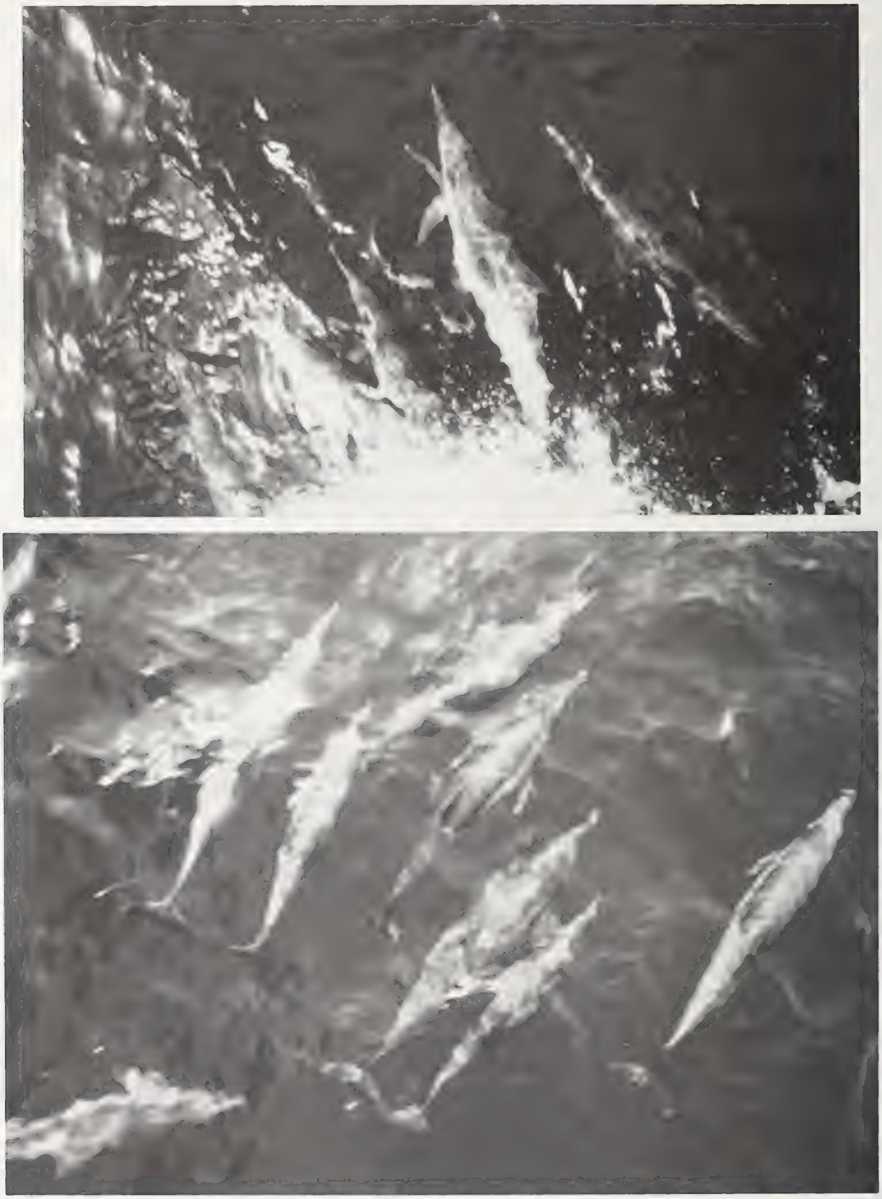
There are few published illustrations of the external characters of *D. tropicalis*. Van Bree (1971a) reproduces a drawing of the head made by A. Fraser Brunner in Somalia. Pilleri & Gihr (1972b) give photographs of a bycaught animal in Pakistan, with clear details of the head; and Small & Small (1991) publish a photograph of the animal caught off northern Somalia. All these pictures clearly show the extremely long beak of the species.

Observations of *Delphinus* cf. *tropicalis* in the Red Sea

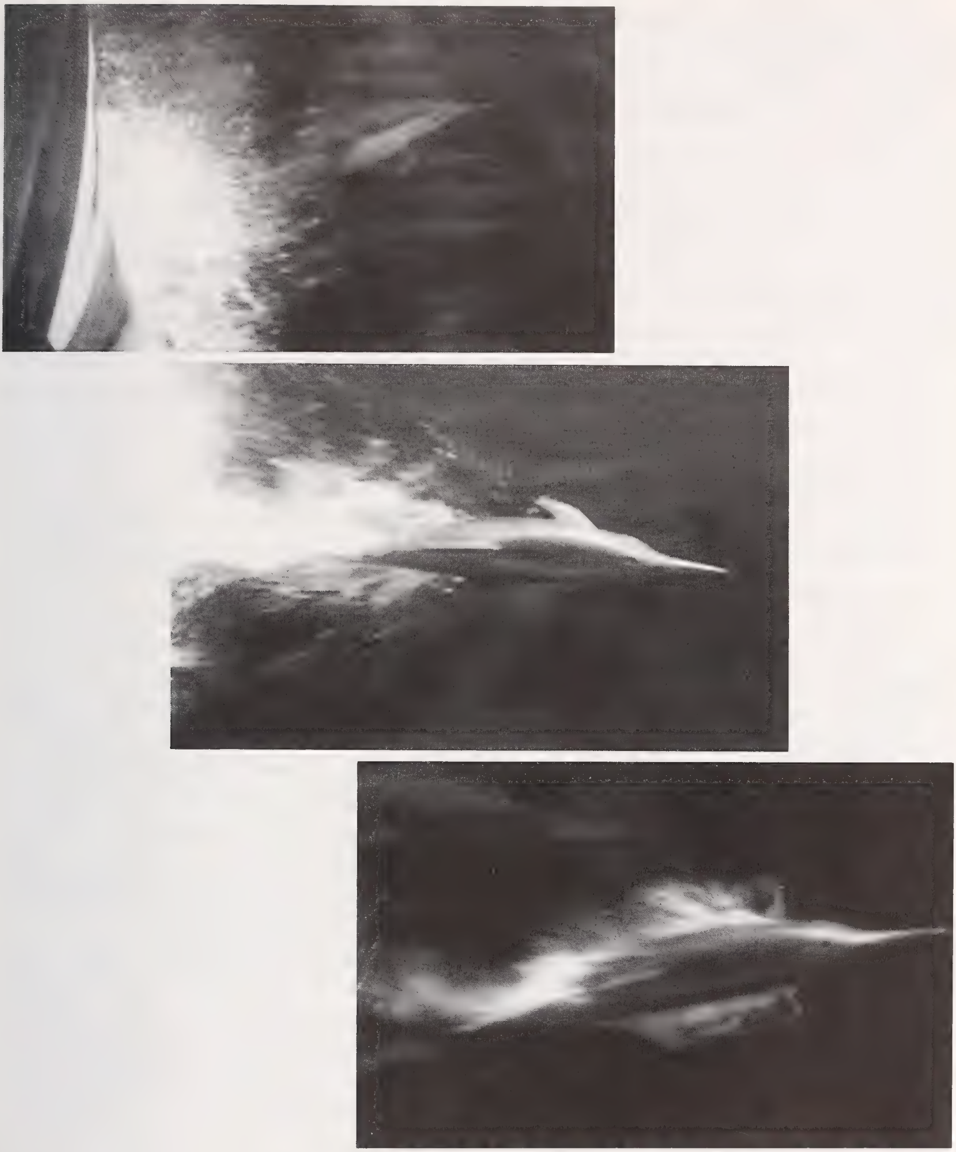
During two voyages through the Red Sea on board the Dutch research vessel Tyro, in June 1984 and March 1993, groups of *Delphinus* were sighted on several occasions. Those animals that were seen at close range were different in appearance from *D. delphis* as it was known to us from numerous observations in the north-eastern Atlantic and Mediterranean. In 1984, the species was noted as *Delphinus* cf. *delphis*; in 1993, however, we realized that we were seeing dolphins which to all intents and purposes agreed with what is known about the external characters of *D. tropicalis*. The following details were laid down:

13 June 1984, southern Red Sea between Az Zubayr and Zuqar Islands off Yemen, 14° 21' N 42° 31' E, depth c. 40 fathoms (73 m). Ship's time 8:55 h, wind 2—3 Beaufort, viewing conditions excellent. Ship's speed 11.5 knots, heading 146° (ABvdB, CAWB, CS).

A group of dolphins was discovered as our attention was drawn to jumping fish. The animals changed course and approached the ship where they remained bow-riding for about two minutes. We could see 10—15 dolphins including a half-size calf swimming in simultaneous motion with an adult. They had longer beaks and appeared larger than *D. delphis* we had seen in the Mediterranean earlier during the same voyage. They showed a rather sluggish behaviour and were less given to jumping than we had observed in bow-riding *delphis*. The animals were less vividly coloured than *delphis*, giving a rather "faded" impression, with a less contrasting pattern. The back was greyish-brown, flanks and abdomen white, the grey of the back forming a well-marked downward-pointing triangle below the dorsal fin. There was a white "bridle" in front of the eyes; no other markings were observed. In the photographs, the colour pattern and the long, thin beak are clearly visible (figs 1, 2).



Figs 1, 2: *Delphinus* cf. *tropicalis*, bow-riding. Red Sea, 14° 21' N 42° 31' E, 13 June 1984. Photos: Arnoud van den Berg.



Figs 3—5: *Delphinus* cf. *tropicalis*, bow-riding. Red Sea, 15 ° 37' N 41 ° 29' E, 10 March 1993. Reproductions from video-recording by Marjan Addink.

Slightly earlier the same day, at about 8:25 h ship's time, 14 ° 25' N 42 ° 28' E, depth 45—60 fathoms (82—110 m), we had seen a large mixed group of dolphins consisting of several scores of larger and smaller animals. The smaller ones were *Stenella* sp., the larger looked like *Delphinus*. The group proceeded in a broad formation, probably foraging, among many jumping fish, but did not closely approach the ship, the distance remaining 300—500 m. Two of the larger dolphins were recognized by another observer (A. M. van der Niet) as *Delphinus* because of the dark triangle below the dorsal fin, visible when the animals jumped above the surface. These dolphins too, appeared rather heavy and sluggish, and showed a less contrasting pattern and less vivid colouration than Mediterranean *delphis.* We take it that on both occasions we were seeing the same species of *Delphinus.*

10 March 1993, southern Red Sea north-west of Az Zubayr Islands, between 15° 13' N 41° 43' E (16:15 h ship's time) and 15° 37' N 41° 29' E (18:30 h ship's time); depth at first 40—65 m, suddenly increasing to c. 500 m at about 18:15 h. Wind 3 Bft, viewing conditions good except that the light was fading by 18.30 h.; heading 330° (MJA, GCC, CS). Many groups of dolphins were seen during this period: *Delphinus*, *Tursiops* and *Stenella attenuata.* The following observations of *Delphinus* were made: 16:15 h. A group of at least 3, and another of 6—8 dolphins on either side of the ship, not approaching closely, probably foraging. The brownish back and whitish flanks were visible; in two animals a dark triangle was apparent below the dorsal fin though not very contrasting.

16:45 h. 2 or 3 dolphins, with clearly visible dark triangle below the dorsal fin.

17:15 h. 5 or 6 dolphins approaching the vessel, but disappearing when at the bow. The same pattern as above, making them recognizable as *Delphinus.*

17:20 h. About 20—30 dolphins at the bow; a few animals indulged in bow-riding for a brief moment before following the others. The *Delphinus* pattern was clearly visible, the flanks being white before and behind the dark triangle.

18:30 h. Several groups of *Delphinus* at the bow, totalling some 20—25 animals, bow-riding in a very tight formation. Light conditions were deteriorating, but the very long and thin beaks were striking. A video-recording of this group was made, see figs 3—5. The extremely long and slender beak and the rather "faded" colouration and white flanks and abdomen agreed with the dolphins seen and photographed in June 1984. The shape of the beak in particular made us identify the last group with *D. tropicalis.* Dolphins were still around the ship, some of them jumping, when it was becoming too dark for further observations.

11 March 1993, 17° 48' N 40° 12' E, in deep water (800—1500 m). Ship's time 7:30—7:45 h, wind 2—3 Bft, viewing conditions good; heading 330° (MJA). One or more dolphins ahead, but not approaching closely. The animals looked most like *Delphinus* but could not be identified with certainty. At 7:45 h one dolphin came close to the bow; this animal was *Delphinus*, with a clearly visible dark triangle below the dorsal fin. No other details were noted.

External characters of *D.* cf. *tropicalis*

In all cases, we identified our Red Sea dolphins with *tropicalis* by their extremely long beaks as compared to *D. delphis* from the North Atlantic and Mediterranean. This feature is prominent in all published illustrations of *tropicalis*, see Van Bree (1971 a), Pilleri & Gihr (1972 b) and Small & Small (1991). The beak in our Red Sea dolphins appears considerably longer than in *D. capensis*, at least in the populations of the eastern North Pacific judging from the illustrations in Heyning & Perrin (1994), and in South African waters judging from the photographs in Ross & Best (1989: published as *D. delphis*). For the rest, we were unable to discern any notable field characteristics in colour pattern. The Red Sea animals looked paler and less distinctly marked than *delphis*, and also than *capensis*; again, as it appears from the photographs in Heyning & Perrin (1994) and Ross & Best (1989). However, a comparison of our photographs, video-recordings and impressions of incomplete views of live animals in the Red Sea with photographs of bycaught specimens from the eastern North Pacific and South Africa is perhaps not very useful. The bycaught *tropicalis* illustrated in Pilleri & Gihr (1972 b) and Small & Small (1991) too, look indistinctly marked, but the drawing published by Van Bree (1971 a) shows a much more contrasting pattern. The white bridle as observed in some of our Red Sea animals is also visible in *tropicalis* pictured by Van Bree (1971 a) and Pilleri & Gihr (1972 b), as well as in some specimens of *capensis* from the eastern North Pacific and South Africa. The general colouration of the head and flipper stripe in *tropicalis* looks rather similar to the pattern in *capensis*, as was pointed out by Heyning & Perrin (1994). Finally, *tropicalis* has a rather flattish melon, a feature that was described for *capensis* by Heyning & Perrin (1994), and which is well visible in our video-recordings and photographs, as well as in the above-mentioned illustrations. More material is needed to assess the existence of any constant colour differences between *tropicalis* and *capensis*.

Discussion

Delphinus tropicalis has now been found along the northern shores of the Indian Ocean and in adjacent waters; specimens have been identified from the Gulf of Tonkin (China), Borneo (Indonesia), Sri Lanka, the west coast of India, Pakistan, the United Arab Emirates, Bahrain, Oman, Somalia and Djibouti. Our sightings would add the southern Red Sea off Yemen though as yet no skeletal material is available from this area. The majority of *Delphinus* specimens collected by Gallagher (1991) on the coast of Oman and the Arabian Gulf, however, have been identified with *delphis* (= *capensis*). This author enumerates 28 skulls of *delphis*, all from Oman, against four identified as "cf. *D. tropicalis*": one from Oman and three from the Arabian Gulf. Elsewhere, *capensis* and *tropicalis* have not been collected sympatrically.

The problem whether *D. tropicalis* is to be regarded as a valid species can only be solved by a thorough study of external and skeletal characters as well as DNA. For this paper, we were able to examine the skulls of *Delphinus* from the Arabian peninsula in the collection of the Zoological Museum in Amsterdam. There are six skulls, five of which are mentioned by Gallagher (1991); the sixth is the unpublished specimen from Bahrain (two other skulls are so damaged that they cannot be usefully measured; they are listed as *Delphinus* sp. by Gallagher 1991). We have measured rostrum length (RL) and zygomatic width (ZW), as the ratio of these two values would, according to Van Bree & Gallagher (1978), separate *delphis* (= *capensis*) and *tropicalis* (table 1).

The following restrictions should be borne in mind concerning these measurements: (1) the tip of the rostrum of ZMA 20.321 is missing and the real ratio RL/ZW is estimated to be within the range of 1.75—1.85; (2) the skull of ZMA 20.294 is damaged so that exact values cannot be obtained; (3) the ZW of ZMA

Table 1: Some measurements of *Delphinus* skulls from the Arabian peninsula in the collection of the Zoological Museum Amsterdam (ZMA). RL = rostrum length, ZW = zygomatic width; measurements in mm.

Number	Identification on label	Locality and year	RL	ZW	Ratio RL/ZW
ZMA 20.321	*D. delphis* (= *capensis*)	Ra's al Hadd, Oman, 1978	(326)	189.3	(1.72)
ZMA 20.322	*D. delphis* (= *capensis*)	Ra's al Hadd, Oman, 1978	319	183.5	1.73
ZMA 20.898	*D. delphis* (= *capensis*)	Qurm, Oman, 1979	343	189.0	1.81
ZMA 21.169	*D. tropicalis*	Ra's al Hadd, Oman, 1980	320	174.5	1.83
ZMA 20.294	*D. tropicalis*	Akarure, nr. Malichiya, Bahrain, 1978	(308)	(165)	(1.86)
ZMA 16.995	*D. tropicalis*	Umm al Qaywayn, UAE, 1973	359	185.2	1.94

(Values in brackets): skull damaged, no exact measurement possible.

19.995 was given as 159 by Van Bree & Gallagher (1978), the ratio RL/ZW as 2.22, which obviously is an error; (4) none of these specimens was sexed as the material consists of skulls of stranded animals picked up from the beach, and any sexual differences would go undetected: cf. the sexual differences within *D. delphis* and *D. capensis* apparent from the values given by Heyning & Perrin (1994). Despite all this, our ratios of 1.81 (ZMA 20.898: *capensis*) and 1.83 (ZMA 21.169: *tropicalis*) are extremely close. Judging from this limited material, there seems to be a clinal variation in this respect rather than a clear-cut difference between the putative forms, in contradiction with Van Bree & Gallagher (1978) who give an upper limit of 1.79 for *D. delphis* (including *capensis*) and a lower limit of 1.91 for *D. tropicalis*.

Future studies should reveal whether *D. tropicalis* would merit specific status, or is to be regarded as an extremely long-beaked form or population of *D. capensis*, mainly occurring in neritic conditions in the northern Indian Ocean and neighbouring seas. Our study, however limited it may be, would seem to point in the latter direction.

Acknowledgements

We thank the Netherlands Council for Oceanic Research for enabling us to carry out observations on cetaceans and seabirds. The work in 1984 was done as part of the Snellius-II Expedition, that in 1993 as part of the Netherlands Indian Ocean Programme. Thanks are also due to the masters of RV Tyro (L. J. Blok in 1984, J. de Jong in 1993), to Dr G. de Lange, chief scientist in 1993, and to our fellow observers. B. Guillén was of great help in obtaining photographic reproductions of our video-recordings. Dr P. J. H. van Bree very kindly gave us access to the cetacean collection of the Zoological Museum in Amsterdam and assisted us in studying the material in question.

Zusammenfassung

Delphinus tropicalis van Bree, 1971 ist eine überaus langschnauzige Form, welche in neritischen Gewässern des nördlichen Indischen Ozeans und der benachbarten Meere vorkommt. Im Juni 1984 und März 1993 beobachteten wir Delphine im südlichen Roten Meer, welche im Aussehen mit den für diese Form beschriebenen Merkmalen übereinstimmten. Die Tiere wurden als *tropicalis* bestimmt auf Grund ihres auffallendsten Merkmals: einer im Vergleich zu *D. delphis* L., 1758 vom Nordatlantik und dem Mittelmeer sehr langen Schnauze. Letztere erschien auch wesentlich länger als die von *D. capensis* Gray, 1828 vom östlichen Pazifik und von Südafrika. Die taxonomische Geschichte und die Verbreitung von *D. tropicalis* werden hier besprochen. Eine beschränkte Untersuchung von sechs *Delphinus*-Schädeln von der Arabischen Halbinsel weist darauf hin, daß *D. tropicalis* und *D. capensis* sich nicht einwandfrei unterscheiden. Es wird die Möglichkeit aufgeworfen, daß *D. tropicalis* wohl eine sehr langschnauzige Form oder Population von *D. capensis* darstellt.

References

Banks, R. C. & R. L. Brownell (1969): Taxonomy of the common dolphins of the eastern Pacific Ocean. — J. Mammalogy 50 (2): 262—271.

Bree, P. J. H. van (1971 a): On two skulls of *Delphinus dussumieri* Blanford, 1891 (Notes on Cetacea, Delphinoidea I). — Beaufortia 18 (237): 169—172.

Bree, P. J. H. van (1971 b): *Delphinus tropicalis*, a new name for *Delphinus longirostris* G. Cuvier, 1829. — Mammalia 35 (2): 345—346.

Bree, P. J. H. van & M. D. Gallagher (1978): On the taxonomic status of *Delphinus tropicalis* van Bree, 1971 (Notes on Cetacea, Delphinoidea IX). — Beaufortia 28 (342): 1—8.

Bree, P. J. H. van & P. E. Purves (1972): Remarks on the validity of *Delphinus bairdii* (Cetacea, Delphinidae). — J. Mammalogy 53 (2): 372—374.

Brownell, R. L., T. Kasuya, J. G. Mead, M. Nishiwaki, W. F. Perrin, D. W. Rice, O. L. Rossolimo & S. Wang (1982): Family Delphinidae. — In: Honacki, J. H., K. E. Kinman & J. W. Koeppl: Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference, 291—297. Allen Press & The Association of Systematic Collections, Lawrence.

Evans, P. G. H. (1987): The natural history of whales and dolphins. — Christopher Helm, London.

Evans, W. E. (1994): Common dolphin, white-bellied porpoise *Delphinus delphis* Linnaeus, 1758. — In: Ridgway, S. H. & R. Harrison: Handbook of marine mammals. Volume 5. The first book of dolphins, 191—224. Academic Press, London / San Diego.

Gallagher, M. D. (1991): Collections of skulls of Cetacea: Odontoceti from Bahrain, United Arab Emirates and Oman, 1969—1990. — In: Leatherwood, S. & G. P. Donovan: Cetaceans and cetacean research in the Indian Ocean Sanctuary, 89—97. United Nations Environment Programme, Marine Mammal Technical Report 3, Nairobi.

Henningsen, Th. & R. Constantine (1992): Cetaceans in the Persian Gulf: after the war. — In: Evans, P. G. H.: European Research on Cetaceans — 6, 108—113. European Cetacean Society, Cambridge.

Hershkovitz, P. (1966): Catalog of living whales. — Bull. U. S. natn. Mus. 246: i—viii, 1—259.

Heyning, J. E. & W. F. Perrin (1994): Evidence for two species of common dolphins (genus *Delphinus*) from the eastern North Pacific. — Contrib. Science 442: 1—35.

Klinowska, M. (1991): Dolphins, porpoises and whales of the world. The IUCN Red Data Book. — IUCN, Gland/Cambridge.

Leatherwood, S. & R. R. Reeves (1983): The Sierra Club handbook of whales and dolphins. — Sierra Club Books, San Francisco.

Leatherwood, S. & R. R. Reeves (1989): Annotated checklist of Sri Lanka's marine mammals. — In: Leatherwood, S. & R. R. Reeves: Marine mammal research and conservation in Sri Lanka 1985—1986, 91—105. United Nations Environment Programme, Marine Mammal Technical Report 1, Nairobi.

Martin, A. R. and an international team of experts (1990): Whales and dolphins. — Salamander Books, London.

Mead, J. G. & R. L. Brownell (1993): Order Cetacea. — In: Wilson, D. E. & D. M. Reeder: Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference, second edition, 349—364. Smithsonian Institution Press, Washington/London.

Pilleri, G. & M. Gihr (1972a): A rare species of dolphin *Delphinus tropicalis* van Bree, 1971 (= *dussumieri* Blanford, 1891) from the coast of Pakistan. — Mammalia 36 (3): 406—413, pls. XV—XVI.

Pilleri, G. & M. Gihr (1972b): Contribution to the knowledge of the cetaceans of Pakistan with particular reference to the genera *Neomeris*, *Sousa*, *Delphinus* and *Tursiops* and description of a new Chinese porpoise (*Neomeris asiaeorientalis*). — Investigations on Cetacea 4: 107—162, pls. 1—41.

Pilleri, G. & M. Gihr (1974): Contribution to the knowledge of the cetaceans of Southwest and Monsoon Asia (Persian Gulf, Indus Delta, Malabar, Andaman Sea and Gulf of Siam). — Investigations on Cetacea 5: 95—149, pls. 1—33.

Robineau, D. & P. Fiquet (1994): Cetaceans of Dawhat ad-Dafi and Dawhat al-Musallamiya (Saudi Arabia) one year after the Gulf War oil spill. — Courier Forschungsinstitut Senckenberg 166: 76—80.

Robineau, D. & J.-M. Rose (1984): Les cétacés de Djibouti. Bilan des connaissances actuelles sur la faune cétologique de la mer Rouge et du golfe d'Aden. — Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris (4) 6: 219—249.

Rosel, P. E., A. E. Dizon & J. E. Heyning (1994): Genetic analysis of sympatric morphotypes of common dolphins (genus *Delphinus*). — Marine Biology 119 (2): 159—167.

Ross, G. J. B. & P. B. Best (1989): Smaller whales and dolphins. — In: Payne, A. I. L. & R. J. M. Crawford: Oceans of life off Southern Africa, 303—314, pls. 43—44. Vlaeberg Publishers, Cape Town.

Silva, P. H. D. H. de (1987): Cetaceans (whales, dolphins and porpoises) recorded off Sri Lanka, India, from the Arabian Sea and Gulf, Gulf of Aden and from the Red Sea. — J. Bombay Nat. Hist. Soc. 84 (3): 505—525, pls. 1—2.

Small, J. A. & G. J. Small (1991): Cetacean observations from the Somali Democratic Republic, September 1985 through May 1987. — In: Leatherwood, S. & G. P. Donovan: Cetaceans and cetacean research in the Indian Ocean Sanctuary, 179—210. United Nations Environment Programme, Marine Mammal Technical Report 3, Nairobi.

Zhou, K., Y. Li, W. Qian, G. Yang (1980): Notes on three species of dolphins from the South China Sea and Jiulongjiang River. — Oceanologia et Limnologia Sinica 11 (4): 306—313.

C. Smeenk & M. J. Addink, National Museum of Natural History, P. O. Box 9517, 2300 RA Leiden, The Netherlands (correspondence address).

A. B. van den Berg & C. A. W. Bosman, Duinlustparkweg 98, 2082 EG Santpoort Zuid, The Netherlands.

G. C. Cadée, Netherlands Institute for Sea Research, P. O. Box 59, 1790 AB Den Burg, Texel, The Netherlands.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 399	Bonn, Juni 1996

Book Review

Baron, G., H. Stephan & H.D. Frahm (1996): *Comparative Neurobiology in Chiroptera: Macromorphology, Brain Structures, Tables and Atlases.* Vol. 1. 530 pp., 271 figs. 53 tabs. Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin.

This is the first of three announced volumes on the comparative neurobiology in Chiroptera. The three authors, all well-known experts in the field of brain anatomy, present the most comprehensive data set on brain morphology of bats ever seen in print. Heinz Stephan, former director of Max- Planck-Institut für Hirnforschung at Frankfurt, Georg Baron, Université de Montréal, and Heiko D. Frahm, Universität Düsseldorf, have combined their efforts and data collected over years and decades of field and laboratory work. The first volume contains first a general introduction, a documentation of methods, definitions, a list of species studied, and a list of abbreviations used throughout the three volumes. 19 families and 275 taxa of of bats were studied. In the results chapter "Comparative Brain Characteristics" the various parts of the brain are described, discussed, and compared with previous work on insectivores and primates by the same authors. A set of 52 tables provides the data used for these considerations. As an annex, a brain atlas is given for a megachiropteran and a microchiropteran brain, respectively.

This volume allows easy access to a large amount of information and will thus be of great interest to other researchers working in the same or in other fields. The three authors are to be congratulated for their service to the scientific community. The two forthcoming volumes, which focus on phylogeny and adaptive radiation, will undoubtly present more interesting facts on bat neurobiology and evolution.

R. Hutterer (Bonn)

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

Content. — *Bonner zoologische Beitraege* is a publication series of the Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology, Bonn. It contains papers bearing on systematic and comparative zoology and related topics. Results of research carried out at the Institute or on the collections of the Museum may be given priority but other contributions are welcome.

Language. — Manuscripts may be written in German, English or French.

Submission of manuscripts. — Two copies of the manuscript should be sent to the Editor, Bonner zoologische Beitraege, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 53113 Bonn, West Germany.

Review. — Manuscripts will be reviewed by a board of associate editors and appropriate referees.

Presentation. — Manuscripts should be clear and concise in style. Telegraphic style is recommended for descriptions. Literature should be cited in abbreviated form in the text and fully in the References section. Use "&" instead of "and" when citing co-authors (see below). Before preparing the final manuscript a recent issue of *Bonner zoologische Beitraege* should be consulted.

The establishment of new taxa must conform with the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature. Authors are expected to be familiar with the code and to comply with it. Type specimens of new taxa should be deposited in an institutional collection.

The sequence of material should be: Title, Author(s), Abstract, Key Words, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, German Summary, References, Author(s') address(es), Figure legends, Tables, Figures (each numbered and identified).

Manuscripts should be typed, double-spaced throughout (including tables and legends) on one side of DIN A4 paper sheets, with a 3 cm margin all round. Computer prints will only be considered if the quality is acceptable. Pages must be numbered on top. Only scientific names of genera and lower categories should be underlined; leave other indications to the editor.

References should strictly follow the style of the journal. Abbreviations of journals should follow the World List of Scientific Periodicals or a similar work. Examples for the citation of literature are:

Dyte, C. E. (1959): Some interesting habitats of larval Dolichopodidae (Diptera). — Ent. monthly Mag. 95: 139—143.

Dyte, C. E. (1975): Familiy Dolichopodidae. — In: Delfinado, M. D. & D. E. Hardy: A catalog of the Diptera of the Oriental region, Vol. II, 212—258. The University Press of Hawaii, Honolulu.

Schuchmann, K.-H., K. Krüger & R. Prinzinger (1983): Torpor in hummingbirds. — Bonn. zool. Beitr. 34: 273—277.

For the design of figures and tables the format of the journal (126 x 190 mm) should be considered. Tables should be kept to a minimum. Footnotes should be avoided.

Proofs. — Galley proofs will be sent to authors for correction.

Reprints. — Fifty reprints will be supplied free; additional reprints may be ordered with returned proof.

[Deutsche Fassung im nächsten Heft]

Bonner zoologische Beiträge 46, 1995/96

Biology and Systematics of Palaearctic Mammals: Contributions in Honour of Jochen Niethammer

Biologie und Systematik paläarktischer Säugetiere: Beiträge zu Ehren von Jochen Niethammer

museum
KOENIG

American
Museum of
Natural
History

DEUTSCHE GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE E.V. BERLIN

NABU Naturschutzbund
Deutschland

Gerhardt

This journal is printed on acid-free paper

HECKMAN
BINDERY INC.
MAY 97
Bound -To -Please® N. MANCHESTER,
INDIANA 46962

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01257 3630